S 6411

ÜBER DIE SICHTBARMACHUNG DER GEISSELN UND DIE GEISSELBEWEGUNG DER BAKTERIEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

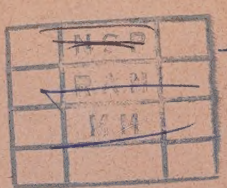
VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

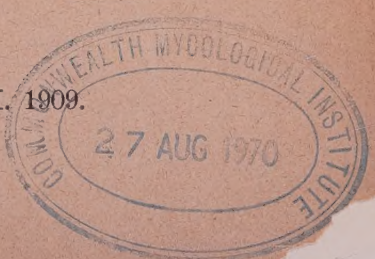
FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

VON

KARL REICHERT
AUS WIEN.



TAG DER PROMOTION: 14. VIII. 1909.



ÜBER DIE SICHTBARMACHUNG DER GEISSELN UND DIE GEISSELBEWEGUNG DER BAKTERIEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

VON

KARL REICHERT
AUS WIEN.

TAG DER PROMOTION: 14. VIII. 1909.

Referenten:

Professor Dr. **S. Schwendener.**
Professor Dr. **F. E. Schulze.**

Sonderabdruck aus dem
Centralblatt für Bakt. etc. I. Abt. Originale. Bd. 51. Heft 1.

JENA.
GUSTAV FISCHER.
1909.

MEINEM LIEBEN FREUNDE

ADOLF ROLLETT.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Geschichtliche Vorbemerkungen 3
II. Technik der Untersuchungen 4
III. Sichtbarmachung der Geißeln ungefärbter Bakterien bei Dunkelfeldbeleuchtung 5
IV. Untersuchungen über die Bedingungen zur Sichtbarmachung der Geißeln . . 7
1. Einfluß der optischen Verhältnisse bei der Darstellung der Geißeln . . . 7
2. Die osmotischen Verhältnisse der Aufschwemmungsmedien. — Beobachtung der Plasmolyse der Bakterien bei Dunkelfeldbeleuchtung 10
3. Die Zopfbildung der Geißeln 12
4. Das Entfalten der Geißelzöpfe und ihre Ursachen 13
5. Weitere Versuche zur Aufklärung der Geißeldarstellung 17
V. Anwendung von Beizen und Farben zur Darstellung der Geißeln 26
1. Die Geißelfärbung der in Flüssigkeiten aufgeschwemmten Bakterien . . . 26
2. Das Abreißen der Geißeln. — Vorschriften zum Färben der Geißeln . . 31
VI. Die Bewegung der polarbegeißelten Bakterien mit Hilfe der Geißeln 34
1. Geschichtliches 34
2. Geißelbewegung größerer einzelliger Organismen 35
3. Die Geißelbewegung polarbegeißelter Bakterien 37
a) Bewegungserscheinungen bei den Vibrionen 37
b) Die Geißelbewegung der Spirillen 38
c) Die Geißelbewegung der Pseudomonaden 39
d) Entstehung der Schraubengestalt der Geißeln 39
e) Abhängigkeit der Geißelgestalt von der Schnelligkeit der Kontraktionen 40
f) Das seitliche Abweichen des Körpers von der Bahn der Vorwärtsbewegung (die Trichterbewegung) 42
g) Umstände, von denen die Stärke der Trichterbewegung abhängig ist . 48
h) Abhängigkeit der Schnelligkeit der Körperbewegung von den Ausmaßen des Körpers und der Geißeln 49
i) Das Umkehren des Körpers bei der Bewegung 50
k) Die Schnelligkeit der Achsendrehung des Körpers in ihrer Abhängigkeit von der Gestalt der Geißel 51
l) Vorgänge bei der Teilung der Spirillen 53
m) Betrachtung über die Geißelbüschel der Spirillen 53
VII. Die Geißeln der Spirillen 54
1. Gestalt und Länge der Geißeln bei Spirillum volutans 54
2. Die Struktur der Geißeln 55
3. Der Basalkörper der Geißeln 56
4. Die Entwickelung der Geißeln 57
5. Zur Frage der beidpoligen Begeißelung der Spirillen 57
6. Einfluß von Konzentration, Alter der Kultur und der Temperatur auf die Entwickelung von Körper und Geißel bei den Spirillen 58
VIII. Die Geißeln der Vibrionen 66
IX. Die Geißeln der Pseudomonasarten 67
X. Die Geißeln und die Bewegungserscheinungen bei den Bacillen 68
1. Die Sichtbarmachung der Geißeln lebender Bacillen 68
2. Gestalt der Geißeln 70
3. Die Bewegungserscheinungen bei den Bacillen 71
XI. Die Bewegung und die Geißeln bei den Sarcinen 77
XII. Die Geißeln und die Bewegung der Spirochäten 78
Zusammenfassung 79
Literaturverzeichnis 81

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/uberdiesichtbarm0000vari

I. Geschichtliche Vorbemerkungen.

Die Geißeln der meisten beweglichen Bakterienarten sind von solcher Zartheit, daß man sie im ungefärbten Zustande nicht sehen kann. Nur bei den allergrößten Arten gelang es einigen Forschern unter Anwendung der stärksten Vergrößerungen die ungefärbten Geißeln wahrzunehmen. So konnte Ehrenberg (1) 1838 als erster an Ophidomonas jenensis und bei Monas Okenii Geißeln erkennen. Später wurden auch bei anderen Arten die Bewegungsorgane beobachtet, und zwar von Cohn (2) an Spirillum volutans, an Ophidomonas sanguinea (3), bei Monas Warmingii und Rhabdomonas rosea, von Dallinger und Drysdale (4) an Bacterium termo und von Warming (5) an einigen roten Schwefelbakterien.

1877 photographierte Koch (6) zum ersten Male ungefärbte Geißeln. Und zwar bei Spirillum undula und bei zwei Stäbchenbakterienarten mit polaren Geißeln, von denen er den einen Bacillus tremulus nannte, während der andere wohl nicht näher bestimmbar ist. Koch bediente sich zur Darstellung der Geißeln der folgenden Methode: Er ließ die Bakterien auf dem Deckglase antrocknen, befestigte dieses ohne Zuhilfenahme eines Einschlußmediums auf dem Objektträger und betrachtete so die Bakterien. Dabei traten bei den oben erwähnten Arten die Geißeln, die sich also in der bestmöglichen Weise von dem umgebenden Medium im Lichtbrechungsvermögen unterschieden, zutage. Koch gibt ferner an, auch an Vibrio Rugula in derselben Weise Geißeln gesehen zu haben.

Während die obigen Forscher die Geißeln wahrscheinlich nur an toten oder im Absterben begriffenen Bakterien sehen konnten, die sich im Zustande der Antrocknung ans Deckglas befanden, gelang es Günther (7) zum ersten Male an sehr großen lebenden Spirillen direkt im hängenden Tropfen Geißeln wahrzunehmen.

Eingehend befaßte sich dann Migula (8) mit den Geißeln der Bakterien im allgemeinen und der Art ihrer Betätigung als Bewegungsorgane. Er erkannte deutlich, daß die Geißeln bei Spirillum volutans Schraubendrehungen vollführen und dadurch den Körper in Drehung versetzen und vorwärts bewegen.

Die oben erwähnten Beobachtungen stellen das Aeußerste dar, das man mit den damaligen optischen Hilfsmitteln erreichen konnte. Zwar gelang es allmählich mit Hilfe von Beiz- und Färbeverfahren bei allen beweglichen Bakterienarten Geißeln nachzuweisen, aber es war niemals möglich, die Geißeln an ungefärbten Stäbchenbakterien, Vibrionen, Coccaceen oder Spirochäten wahrzunehmen, und über die Art ihrer Betätigung insbesondere bei den allseitig begeißelten Bacillen war man auf Vermutungen angewiesen.

II. Technik der Untersuchungen.

In neuester Zeit haben die Methoden der mikroskopischen Untersuchung durch das Ultramikroskop eine Erweiterung erfahren. Da mit diesem Instrumente ein Mittel an die Hand gegeben war, mit dessen Hilfe man unter Umständen Gegenstände wahrnehmen konnte, die mit den gewöhnlichen Mikroskopen nicht mehr zu erkennen sind, so war es naheliegend, einmal das Ultramikroskop zur Sichtbarmachung der Geißeln lebender Bakterien zur Anwendung zu bringen.

Erschien es zunächst schon anziehend, beobachten zu können, in welcher Weise die Geißeln bei der Bewegung der Bakterien zur Betätigung gelangen, so konnte man fernerhin erwarten, daß die Zahl der Geißeln bei den lebenden, durch keinerlei schädigende Mittel beeinflußten Bakterien ein und derselben Art eine größere Konstanz aufweisen würde, als dies bei den gefärbten Bakterien der Fall ist. Dieses Merkmal hätte man dann vielleicht zur Unterscheidung nahe verwandter Arten, deren Differenzierung sich sonst nur in umständlicher und zeitraubender Weise durchführen läßt, wie z. B. der Typhusbacillen von Paratyphus und vom Bact. coli verwenden können.

Nun kann man allerdings mit dem ersten von Siedentopf und Zsigmondy konstruierten Ultramikroskope die Geißeln der Bakterien nicht sehen, wie ich mich in Gemeinschaft mit Herrn Prof. Zettnow zu überzeugen Gelegenheit hatte.

Es gelingt dies aber sehr wohl mit einem vereinfachten ultramikroskopischen Apparate, dem sogenannten Spiegelkondensor, so wie er von C. Reichert in Wien (9) hergestellt wird.

Ich bediente mich für die im Folgenden beschriebenen Untersuchungen dieses Spiegelkondensors, der einfach an einem beliebigen Mikroskope angebracht wird. Zur Beobachtung verwendete ich meistenteils Reichert-Achromat-Objektiv No. 5 mit Kompensationsokular 18. Diese Zusammenstellung gibt bei 160 mm Tubuslänge 650-fache Vergrößerung. Es eignet sich aber für die hier in Betracht kommenden Verhältnisse auch sehr gut Reichert-Halbapochromat 6a+ mit dem gleichen Okulare und Apochromat 4 mm mit Kompensationsokular 8 oder 12. Diese verhältnismäßig schwachen Objektive in Verbindung mit den allerstärksten Okularen leisten hier die besten Dienste, und zwar deswegen, weil sie erstens ein großes Gesichtsfeld geben, und dieser Umstand kommt bei rasch dahineilenden Objekten in sehr vorteilhafter Weise zur Geltung, und weil sie zweitens außerordentlich kontrastreiche brillante Bilder liefern. Die geringere Auflösungsfähigkeit der Objektive gegenüber den Immersionen kommt hier kaum in Betracht, da es sich bei der in Rede stehenden Beleuchtungsart hauptsächlich um die Erzielung starker Kontraste handelt und auch die größte Auflösungskraft nichts nützt, wenn sie mit Verminderung der Kontraste einhergeht.

Als Lichtquelle benutzte ich eine 10-ampèrige Gleichstrombogenlampe, deren Strahlen beim Passieren einer Wasserkammer gekühlt und vermittelst eines Systems von Beleuchtungslinsen parallel gemacht wurden. Statt der Wasserkammer und der Beleuchtungslinsen kann man auch einfach eine Schusterkugel nehmen, die dasselbe, allerdings in weniger vollkommener Weise als jene, leistet.

Die Bakterien wurden stets in der Flüssigkeitsschicht zwischen Objektträger und Deckglas betrachtet. Die Beobachtung im hängenden Tropfen läßt sich nicht durchführen, da die Art der Lichtzufuhr die Einschaltung einer Luftschicht in den Strahlengang des Spiegelkondensors (zwischen Kondensor und Präparatflüssigkeit) nicht zuläßt. Die auf die erste Art angefertigten Präparate halten sich bei Deckgläsern von 18 mm

im Quadrat $^1/_2$ bis 1 Stunde lang gebrauchsfähig. Will man die Beobachtungen auf längere Zeiten ausdehnen und sich von Strömungen beim allmählichen Eintrocknen unabhängig machen, so muß man das Deckglas mit Wachs, Paraffin oder Vaseline umranden. In verschlossenen Präparaten halten sich manche Bakterienarten, z. B. die Spirillen, insbesondere wenn sich in der Flüssigkeitsschicht einige Luftblasen befinden, 5—6, vereinzelt sogar bis zu 12 Stunden in Bewegung.

Da der Vorzug der in Anwendung gezogenen Beleuchtungsmethode gegenüber der sonst gebräuchlichen hauptsächlich auf einer stärkeren Kontrastwirkung beruht, hat man sorgfältigst all das zu vermeiden, was den Kontrast verringern könnte. Als kontrastmindernd kommen in Betracht: Verunreinigungen des Objektträgers oder Deckglases, sowie eine zu große Materialanhäufung im Präparate. Es ist für die vorliegenden Untersuchungen unbedingt notwendig, Objektträger und Deckgläser, aber zum mindesten doch die ersteren, mit feingeschliffenen Oberflächen zu verwenden. Zum Gebrauche werden dieselben mit Wasser und dann mit Alkohol abgespült und an fettfreien reinen Tüchern getrocknet. Gebrauchte Gläser läßt man, nachdem man die Deckgläser entfernt und die Oberseite mit Wasser gründlich abgespült, die Unterseite mit Hilfe von Xylol von Cedernöl gereinigt hat, 48 Stunden lang oder länger in konzentrierter Schwefelsäure, der etwas Kaliumbichromat zugesetzt wurde, liegen, und behandelt sie, nachdem man sie gründlich mit Wasser gespült hat, wie oben mit Alkohol. Benötigt man die Objektträger gleich wieder, so kocht man sie eine Viertelstunde lang im Schwefelsäurebad. Lassen sich die Deckgläser nicht ohne weiteres entfernen, so erhitzt man die Objektträger etwas über der Flamme oder im Wasserbade.

Bei der Anfertigung von Präparaten verfährt man derartig, daß man einen Tropfen Flüssigkeit auf den Objektträger bringt, in denselben eine Spur Bakterienmaterial verteilt, so daß noch kaum eine Trübung wahrzunehmen ist, und darüber ein Deckglas stülpt, welch letzteres man gegebenenfalls umrandet. Die richtige Menge des anzuwendenden Bakterienmaterials lernt man am besten nach einigen Versuchen abschätzen. Es ist stets vorteilhafter, eher zu wenig als zu viel Material in den Präparaten zu haben, da im letzteren Falle die Beobachtung eines einzelnen Individuums durch die in der nächsten Umgebung befindlichen Bakterien verhindert oder doch erschwert wird. Die Menge der verwendeten Flüssigkeit muß so abgemessen sein, daß nur eine ganz dünne Flüssigkeitsschicht zwischen Objektträger und Deckglas entsteht, keinesfalls dürfen mehrere Lagen von Bakterien übereinander Platz haben.

III. Sichtbarmachung der Geißeln ungefärbter Bakterien im Dunkelfelde.

Als erstes Untersuchungsobjekt wurde Spirillum volutans gewählt. Es wurden nur ganz frische (12—24 Stunden alte) bei 28° gezüchtete Kulturen in Verwendung gezogen. Betrachtet man Spirillen, die von der schrägen Agaroberfläche genommen und in destilliertem Wasser aufgeschwemmt wurden, so kann man trotz deutlich wahrnehmbarer Eigenbewegungen der Bakterien von Geißeln nichts erkennen.

Verwendet man jedoch Leitungswasser als Aufschwemmungsmedium, so treten schon an einzelnen in rascher Vorwärtsbewegung befindlichen Individuen die Geißeln als lange, wellige, nach rückwärts gerichtete Fäden in Erscheinung. Viel allgemeiner kommen aber Geißeln in schwachen Salzlösungen zum Vorschein, z. B. in 1-proz. Kochsalzlösung. Man bemerkt da fast an jedem der in Bewegung befindlichen Spirillen je eine nach rückwärts gestellte Geißel. Aehnlich wie die Kochsalzlösung verhalten sich bezüglich der Sichtbarmachung der Geißeln die Lösungen der verschiedensten anderen Salze, wenn sie nur in solch geringer Konzentration zur Anwendung gebracht werden, daß sie auf die Bakterien nicht schädigend einwirken, so z. B. Lösungen von Chloriden, Bromiden, Sulfaten, Nitraten, Carbonaten, Phosphaten, Perchromaten der Alkalimetalle, die Lösungen ähnlicher Verbindungen der Erdalkali- und der Schwermetalle (soweit dieselben natürlich vorkommen). In ähnlicher Weise wirken auch die Lösungen schwacher Säuren, z. B. von Essigsäure, Oxal-, Zitronen-, Weinsäure, wenn die Spirillen direkt von der

Oberfläche einer Agarkultur in einen Tropfen der betreffenden Lösung gebracht werden.

Bei den Bacillen versagt aber diese Art der Darstellung der Geißeln vollkommen.

Nun hat insbesondere A. Fischer (11), ferner auch Migula (8) p. 133 darauf hingewiesen, daß Konzentrationsänderungen des Aufschwemmungsmediums wahrscheinlich schädigend auf die Geißeln einwirken. Bei den Spirillen, die ja verhältnismäßig grobe Geißeln besitzen, mochten geringe Konzentrationsänderungen keine große Rolle spielen. Sie konnten dagegen auf die zarten Geißeln der Bacillen möglicherweise einen schädigenden Einfluß ausüben, so daß in den betreffenden Medien gar nichts mehr von den Geißeln wahrzunehmen war. Man konnte auch vermuten, daß die Geißeln der Spirillen nur deswegen im destillierten Wasser nicht zu sehen seien, weil sie dort infolge der Aenderung der osmotischen Verhältnisse, die sie beim Uebertragen von der Agaroberfläche ins Wasser erleiden, geschädigt würden, oder wie A. Fischer annimmt, weil sie dort aufquellen. Wollte man also jede Aenderung der osmotischen Verhältnisse vermeiden, so mußte man die Bakterien direkt in dem Medium untersuchen, in dem sie gezüchtet worden waren.

Spirillen, die man in Bouillon oder im Agarkondenswasser betrachtet, in denen sie gewachsen waren, weisen keinen wesentlichen Unterschied bezüglich der Geißeln gegenüber denjenigen auf, die von der Agaroberfläche genommen und in einer der vorhin genannten Lösungen untersucht werden. Nur ist die Bewegung der Bakterien in den Nährmedien begreiflicherweise eine durchweg lebhaftere und länger andauernde.

An den Bacillen, z. B. an Typhusbacillen, kommen die Geißeln in Bouillon zwar auch nicht zum Vorschein, wohl aber im Agarkondenswasser. Man sieht darin an jedem Bakterium einen langen welligen Faden, der dem Körper nachgezogen wird. Noch besser als im Kondenswasser sind die Geißeln in flüssiger Nährgelatine von 1-proz. Gelatinegehalt zu erkennen, besonders dann, wenn die Bacillen direkt darin gezüchtet wurden. Bei Typhusbacillen treten in diesem Falle 3—5, oft bis zu 7 Geißeln an einem Individuum in Erscheinung.

In ähnlicher Weise wie bei den Typhusbacillen wurden die Geißeln bei einigen anderen Bacillenarten beobachtet: so bei Paratyphus B, bei Proteus vulgaris, Bact. coli, Bac. prodigiosus und bei Bac. Gärtner. Weniger gut sind die Geißeln bei Bac. mycoides und bei Bac. subtilis wahrzunehmen. Allgemein sei bemerkt, daß die Geißeln aller Bacillenarten am besten stets bei den in lebhafter Bewegung befindlichen Individuen zu sehen sind. Sowie aber die Bacillen zur Ruhe kommen, oder sich nur mehr ganz langsam ohne ausgesprochene Vorwärtsbewegung hin- und herwinden, verschwinden zumeist die Geißeln. Es ist dies dadurch zu erklären, daß bei energischer Vorwärtsbewegung stets mehrere Geißeln aneinanderhaften und auf diese Weise nicht die einzelnen Geißeln sondern nur Geißelverbände, die sogenannten Zöpfe, zur Wahrnehmung gelangen. Läßt die Bewegung beim beginnenden Absterben der Bacillen nach, dann werden die Zöpfe zumeist entfaltet und die Einzelgeißeln sind zu zart, um noch wahrgenommen zu werden. Bei Spirillum volutans, bei denen ebenfalls Zopfbildung und Entfaltung eintritt, sind die Geißeln aber an den in Ruhe befindlichen Individuen fast ebensogut zu sehen wie an den rasch beweglichen. Ungefähr ebensogut wie bei Spirillum volutans werden die Geißeln einer

Pseudomonas-Art[1]), nämlich von Pseudomonas syncyanea (Bac. cyanogenus = Bakt. der blauen Milch) sichtbar. Sie kommen ebenfalls in manchen Salzlösungen und besser noch in Bouillon, Agarkondenswasser oder flüssiger Nährgelatine zum Vorschein.

In den drei zuletzt genannten Nährflüssigkeiten sind auch die Geißeln zweier weiterer Spirillenarten sichtbar, nämlich vom Spirillum concentricum und Spirillum rubrum.

Den Bacillen kommen in ihrem Verhalten in bezug auf die Sichtbarmachung der Geißeln zwei Sarcina-Arten gleich: Sarcina mobilis Schaudinni und Sarcina Haeckeli, die mir von Herrn Prof. Zettnow in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurden. Es sind hier die Geißelzöpfe im Agarkondenswasser und in flüssiger Nährgelatine zu sehen.

Eine gewisse Sonderstellung nehmen hinsichtlich der Sichtbarmachung der Geißeln die Vibrionen ein. Die Geißeln sind in destilliertem Wasser ebensowohl wie in einem anderen Medium zu erkennen. Daraus folgt, daß die Vibrionen wohl die gröbsten Geißeln unter den Bakterien besitzen. Es wurden die Geißeln bei folgenden Vibrio-Arten beobachtet: Vibrio cholerae asiaticae, V. Dunbar, V. Metschnikoff, V. Elwers, V. Nasik, V. Finkler.

Geißeln treten im Dunkelfeld ferner bei den Spriochäten in Erscheinung, sie sind aber zumeist nur an einzelnen Individuen wahrzunehmen. Untersucht wurden: Tickfever-Spirochäten und Spirochaete gallinarum (Hühnerspirochäten).

Nicht wahrnehmbar blieben die Geißeln aber bis jetzt bei einigen kleineren Pseudomonas-Arten, so bei Bac. fluorescens liquefaciens, Bac. fluorescens non liquefaciens und Bac. pyocyaneus.

IV. Untersuchungen über die Bedingungen zur Sichtbarmachung der Geißeln.

1. Einfluß der optischen Verhältnisse bei der Darstellung der Geißeln.

Im vorhergehenden Abschnitte wurden die Versuche beschrieben, die die Sichtbarmachung der Geißeln vieler Bakterienarten im ungefärbten Zustande zum Ergebnis hatten. Aus diesen Versuchen war noch nicht mit unzweifelhafter Deutlichkeit hervorgegangen, auf welche Umstände diese Sichtbarmachung zurückzuführen sei. Da bei den Untersuchungen eine neuartige optische Beleuchtungsmethode zur Anwendung gekommen war, deren Differenzierungsvermögen dann die größte Steigerung erfährt, wenn die zu beobachtenden Gegenstände in ihre optischen Eigenschaften vom umgebenden Medium möglichst stark abweichen, so war es am naheliegendsten anzunehmen, daß optische Verhältnisse bei der Darstellung der Geißeln die Hauptrolle spielen würden. Sonach hätte es sich also bloß darum gehandelt, Medien zu finden, die sich im Brechungs-

1) Es sollen hier und im folgenden für die Gattungen der Bakterien allgemein die von Migula (8, p. 46) vorgeschlagenen Bezeichnungen angewendet werden. Migula zählt zur Gattung Pseudomonas alle Stäbchenbakterien mit polaren Geißeln, in die Gattung Bacillus gehören dagegen die allseitig (peritrich) begeißelten Stäbchenbakterien. Die Gattung Spirillum umfaßt die Arten mit schraubig gewundenem Körper und mit polaren Geißelbüscheln, Microspira oder Vibrio ebenfalls mit schraubigem Körper, jedoch mit nur einer, höchstens 2—3 polaren Geißeln.

vermögen von demjenigen der Geißeln möglichst stark unterscheiden und in denen die Bakterien keinerlei Schädigung erfahren. Nun hatten die ersten orientierenden Versuche über diesen Gegenstand, die mit Spirillum volutans angestellt worden waren, ergeben, daß die Geißeln dieser Bakterien niemals im destillierten Wasser zu sehen sind. Man erhielt dasselbe Ergebnis, gleichgültig ob man die Spirillen lebend in lebhafter Bewegung betrachtete, oder in unbeweglichem Zustande, nachdem man sie durch Osmiumsäuredämpfe abgetötet hatte.

Es wurde ferner auch schon erwähnt, daß die Verhältnisse sich ändern, sowie man andere Medien zur Anwendung bringt. Im gewöhnlichen Leitungswasser z. B. sind an den in rascher Bewegung begriffenen Spirillen schon vereinzelt Geißeln zu sehen. Besser und allgemeiner treten die letzteren in indifferenten Salzlösungen von geringer (0,5 bis 1-proz.) Konzentration hervor, und zwar am besten dann, wenn die Spirillen direkt von der Agaroberfläche in die betreffende Lösung gebracht werden, so z. B. in Lösungen von NaCl, KCl, KI, KBr, $NaNO_3$, KNO_3 usw. Die Geißeln werden ferner sichtbar in stark verdünnten Säurelösungen, so von HCl, HNO_3, H_2SO_4, von Essig-, Oxal-, Weinsäure usw., von Methyl- und Aethylalkohol, ferner in Formaldehydlösung, ja selbst in Lösungen von Gelatine und arabischem Gummi. Am besten sind die Geißeln wohl in Bouillon oder in verflüssigter Nährgelatine und im Kondenswasser von Agarnährböden wahrzunehmen. Unsichtbar bleiben sie dagegen in Glyzerin- oder Zuckerlösungen.

Es lassen sich bei oberflächlicher Betrachtung zunächst noch keinerlei Unterschiede in der Wirkung der verschiedenen Lösungen erkennen. Bewegen sich die Spirillen in denselben lebhaft, so sieht man stets nur eine nach rückwärts gerichtete Geißel an jedem Individuum. Findet die Bewegung nur langsam und träge statt, so treten mitunter 2—3 Geißeln in Erscheinung. Wurden die Spirillen zuerst im destillierten Wasser aufgeschwemmt, durch Osmiumsäurezusatz abgetötet und dann in die Lösungen verteilt, so zeigen sich 1—4, oft selbst bis zu 6 Geißeln.

Zufolge der obenerwähnten Auffassung, wonach für die Geißeldarstellung ein möglichst großer Unterschied der Brechungsvermögen von Geißel und umgebendem Medium Bedingung ist, müßte man zu der Annahme kommen, daß Geißelsubstanz und destilliertes Wasser die gleiche Lichtbrechung besitzen, da die Geißeln im letzteren nicht zu sehen sind. Zur Wahrnehmung würden sie erst gelangen in Medien, deren optische Eigenschaften von denjenigen des Wassers abweichen, und zwar um so besser, in je stärkerem Maße dies der Fall ist.

Tabelle I.

Medium	Konzentration	Brechungsexponent bei 17° für mittleres gelbes Licht von der Wellenlänge $\lambda = 589$ μμ (Na-Linie)
Wasser	—	1,3336
Rohrzuckerlösung	2-proz.	1,3368
	10-proz.	1,3475
	20-proz.	1,3635
Kochsalzlösung	1-proz.	1,33491
	10-proz.	1,35068
Glyzerinlösung	15-proz.	1,3973
Nährgelatinelösung	1-proz. Gelatinegehalt	1,4051 [1])

1) Gemessen mit Tornoes Refraktometer zur Bieranalyse (hergestellt bei Schmidt & Hänsch, Berlin).

In der vorstehenden Tabelle I findet man das Lichtbrechungsvermögen für einige der angewandten Medien angegeben. Die Daten sind den Chem.-Physikal. Tabellen von Landolt und Börnstein entnommen.

Die Medien sind dabei nach steigendem Brechungsvermögen angeordnet. Es müßte also auch das Geißeldarstellungsvermögen in derselben Reihenfolge ansteigen. Dies ist in keiner Weise der Fall. Vielmehr reihen sich die Medien in dem zuletzt erwähnten Sinne angeordnet folgendermaßen aneinander: Wasser, Glyzerin-, Rohrzucker-, Kochsalz-, Nährgelatinelösung. Nur Anfangs- und Endglied sind in beiden Reihen die nämlichen. Die anderen Glieder erfahren eine Umstellung.

Die 1-proz. Kochsalzlösung unterscheidet sich im Brechungsvermögen nur sehr wenig vom destillierten Wasser, dennoch bewirkt sie eine weitgehende Darstellung der Geißeln. In Glyzerin- und in 10-proz. Rohrzuckerlösung dagegen, die bezüglich der Lichtbrechung bedeutend mehr vom destillierten Wasser abweichen als die 1-proz. NaCl-Lösung, bleiben die Geißeln unsichtbar. Ebenso läßt sich bei den vielen anderen in Untersuchung gezogenen Elektrolytlösungen keinerlei Zusammenhang zwischen Brechungsvermögen und Intensität der Geißeldarstellung erkennen, wenn auch bei jeder einzelnen dieser Lösungen die Wirkung mit steigender Konzentration bis zu einem gewissen Optimalpunkte stetig zunimmt.

Es sei diesbezüglich auf die Tabelle II verwiesen, in der die mittleren [1]) Brechungsexponenten einiger Substanzen in kristallinischer Form und die Daten derselben Substanzen für die Intensität der Geißeldarstellung (Sichtbarmachung der Geißeln) angegeben sind. Die zuletzt erwähnten Zahlen stellen die reziproken Werte jener molekularen Konzentration der betreffenden Substanzen in wässeriger Lösung dar, bei denen eben jede Sichtbarmachung der Geißeln erlischt. Sie sind einer im folgenden zu beschreibenden Versuchsreihe entnommen:

Tabelle II.

Substanz	Mittlerer Brechungsexponent (nach Landolt und Börnstein)	Molekulares Geißeldarstellungsvermögen × 10
Eisenoxydulsulfat	1,4784	11 136
Nickelsulfat	1,4826	27 778
Eisenoxydulammonsulfat	1,490	76 923
Kaliumsulfat	1,4953	8 333
Uranylnitrat	1,4967	101 010
Lithiumkarbonat	1,522	436
Calciumsulfat	1,5247	10 204
Kupfersulfat	1,5338	15 528
Natriumchlorid	1,5442	1 170
Rohrzucker	1,5568	34
Kaliumjodid	1,6666	132
Kaliumchromat	1,7254	2 941

Aus dieser Zusammenstellung geht wohl mit noch größerer Deutlichkeit als aus Tabelle I hervor, daß irgendwelche Beziehung zwischen Lichtbrechungs- und Geißeldarstellungsvermögen der verschiedenen Substanzen nicht festzustellen ist.

Da somit die in Betracht kommenden optischen Verhältnisse keinen Aufschluß zu geben vermögen, auf welche Ursachen die Darstellung der

1) Als mittlerer Brechungsexponent soll bei doppelt brechenden Substanzen das arithmetische Mittel der Hauptbrechungsexponenten bezeichnet werden.

Geißeln in wässerigen Lösungen zurückzuführen ist, mußte man sich nach anderen Erklärungsmöglichkeiten umsehen.

2. Die osmotischen Verhältnisse der Aufschwemmungsmedien. Beobachtung der Plasmolyse der Bakterien bei Dunkelfeldbeleuchtung.

In zweiter Linie könnten da die osmotischen Verhältnisse in Betracht kommen. Es ist aus den Versuchen von A. Fischer (12) bekannt, daß die Bakterienzelle durch Aenderung der osmotischen Verhältnisse des Aufschwemmungsmediums in derselben Weise beeinflußbar ist, wie die Pflanzenzelle.

Ueberträgt man die Bakterien aus einer Lösung von geringem osmotischen Drucke in eine solche von höherer Konzentration, dann tritt wenigstens bei vielen Bakterienarten Plasmolyse ein, d. h., das Innere des Bakterienkörpers schrumpft durch Wasserverlust zu einer kompakteren Masse von höherem Lichtbrechungsvermögen zusammen. Man könnte nun meinen, daß sich auch bei den Geißeln ähnliche Vorgänge vollziehen würden, und daß dadurch ihre Darstellung in den verschiedenen Lösungen bedingt sei.

Zu den plasmolysierbaren Bakterienarten zählen nach A. Fischer auch die Spirillen, und es ist auch ohne weiteres möglich, z. B. bei Spirillum volutans, die Erscheinungen der Plasmolyse hervorzurufen, wenn man die Bakterien aus einer Aufschwemmung im destillierten Wasser in eine 5—10-proz. Salz- oder Zuckerlösung überträgt, oder wenn man sie direkt von der Agaroberfläche in einer solchen Lösung aufschwemmt.

Es wurden diesbezüglich eingehende Versuche mit Kochsalz-, Kobaltnitrat- und Zuckerlösungen unternommen. Es hat sich dabei herausgestellt, daß die Plasmolyse im allgemeinen stärker auftritt, wenn man die Bakterien direkt von der Agaroberfläche in die betreffende Lösung bringt, als wenn sie vorher im destillierten Wasser aufgeschwemmt und dann erst in das osmotisch wirkende Medium übertragen werden. Die vorherige Behandlung der Bakterien mit Osmiumsäure hält die Plasmolyse zwar zurück, verhindert sie aber nicht vollständig.

An den Bakterienkörpern treten dabei folgende Erscheinungen auf: Beim direkten Uebertragen der Bakterien von der Agaroberfläche in Lösungen von geringer Konzentration, z. B. in 1-proz. Kochsalzlösung, kann man die ersten Anzeichen von Plasmolyse wahrnehmen. Es treten an einzelnen Bakterien an einem oder an beiden Polen Kuppen auf (s. Fig. 1), die wohl dadurch entstanden sind, daß sich der Inhalt der Zellen kontrahiert hat und die Zellmembran in ihrer Lage verblieben ist. Häufig sind die Kuppen weniger hell und erscheinen schmäler als der übrige Teil des Bakterienkörpers. Man muß wohl annehmen, daß die Membran weniger stark lichtbrechend als das Zellinnere und dehnbar ist und daß an den Stellen, an denen sie dem Plasma anliegt, straff in Spannung erhalten wird, indes sie sich an den Hohlräumen, von denen das Plasma zurückgewichen ist, kontrahiert.

Fig. 1.

In 5-proz. und noch mehr in 10-proz. Kochsalzlösung tritt dann die Plasmolyse ganz allgemein und häufig in viel stärkerem Grade auf. Man trifft aber stets noch einige Individuen an, die ganz normal geblieben sind. Das Innere der plasmolysierten Zellen hat sich oft in 2—3 Teile geteilt, die deutlich voneinander abgesetzt sind (s. Fig. 2). Diese Teile

sind stets hellleuchtend, während sich an den dazwischen liegenden Stellen die wenig leuchtende Membran meist zusammengezogen hat. Doch kommen auch Individuen vor, bei denen die Membran selbst an den Stellen, an welchen sich das Plasma zurückgezogen hat, ebenso hell wie gewöhnlich ist und auch ihre ursprüngliche Lage beibehalten hat. Wahrscheinlich liegt der Membran in solchen Fällen noch ein dünner Plasmabelag an. Die Volutanskugeln schrumpfen bei der Plasmolyse ganz zusammen, d. h. der Innenraum wird ganz klein, punktförmig, sie nehmen die Gestalt von fast kompakten Körnern an und verschwinden schließlich ganz. Doch ist dieses Verschwinden auch hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß die Lichtstrahlen an den Stellen des kontrahierten Plasmas das Innere nicht mehr durchsetzen können. Häufig erscheinen die plasmolysierten Stellen auch rötlich-braun gefärbt.

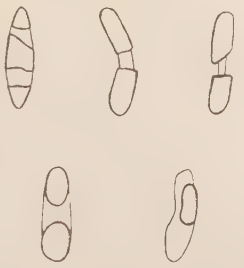


Fig. 2.

In Lösungen von noch stärkerer Konzentration, also z. B. in 20-proz. Kochsalzlösung, ist die Plasmolyse entsprechend noch allgemein stärker und es tritt noch die weitere Erscheinung hinzu, daß häufig der Bakterienkörper als Ganzes geschrumpft und verkrümmt ist und einen Stich in rötlich-braune Färbung angenommen hat. Und zwar schrumpft merkwürdigerweise die Zelle nicht nach allen Dimensionen gleichmäßig, der Körper erscheint vielmehr ganz platt gedrückt, ist dabei aber meist noch etwas schraubig gewunden und zeigt mitunter an einzelnen Stellen noch Verdickungen. Es tritt diese Erscheinung mit ganz unzweifelhafter Deutlichkeit hervor, da man die Bakterien manchmal von der Breit-, manchmal von der Schmalseite aus zu sehen bekommt (s. Fig. 3). Diese Erscheinung spricht für das Vorhandensein von Längsfibrillen als Strukturelemente der Membran.

Fig. 3.

Ganz ähnliche Beobachtungen macht man bei Kobaltnitrat- und bei Zuckerlösungen.

Die Geißeln dürften wohl gar nicht plasmolysierbar sein. Zum mindesten erscheinen sie in einer 20-proz. Kochsalzlösung genau in derselben Weise und ihrer normalen schraubig gewundenen Form ebenso wie in der 1-proz. Lösung. In den Lösungen mancher Substanzen sind allerdings die Geißeln bei stärkerer Konzentration oft gar nicht oder mitunter nur stark formverändert, verkürzt und beinahe gerade gestreckt zu sehen. Derartige Erscheinungen treten aber nur in Lösungen auf, die nicht neutral reagieren, so in Lösungen von Säuren (HCl-, HNO_3-, H_2SO_4-, Oxal-, Wein-, Essigsäure) oder in sauer reagierenden Salzlösungen (von Kupferchlorid, Goldchlorid, Eisenchlorid, Aluminiumsulfat usw.). Es handelt sich in diesen Fällen ohne Zweifel um rein chemische Beeinflussung der Geißeln.

Spricht schon die vollkommene Unveränderlichkeit der Geißeln in Lösungen verschiedener Konzentrationen gegen die Annahme, daß ihre Sichtbarmachung auf osmotischen Einwirkungen des Aufschwemmungsmediums zurückzuführen seien, so macht vollends der Umstand diese Annahme hinfällig, daß die Geißeln, die im destillierten Wasser vom osmotischen Druck gleich 0, nicht zu sehen sind, auch in den stark osmotisch wirkenden Zuckerlösungen nicht sichtbar werden, daß sie da-

gegen in manchen Kolloidlösungen, wie Agar- und Gelatinelösung, von ganz geringem osmotischen Drucke zur Darstellung gelangen.

Schließlich muß noch ein anderer Umstand hier Erwähnung finden, der möglicherweise von ganz ausschlaggebender Bedeutung für die Sichtbarmachung der Geißeln ist. Es ist dies das Zusammenkleben oder die sogenannte Zopfbildung der Geißeln, von der schon Loeffler (16), ferner Sacharoff (17) berichten.

3. Die Zopfbildung der Geißeln.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß Spirillum volutans Geißelbüschel besitzt, die aus einer größeren Zahl von Einzelgeißeln bestehen. Migula gibt die Zahl der letzteren mit 8 an. Es sind ihrer aber meistenteils mehr, und zwar lassen die Färbepräparate bis gegen 20 Geißeln an einem Pole erkennen. An den lebenden, in Bewegung befindlichen Spirillen kann man aber fast stets nur eine endständige Geißel sehen. Die Beobachtung lehrt, daß man es hier mit dem ganzen Geißelbüschel zu tun hat, dessen Teilgeißeln zusammenhaften. Dies geht zunächst schon aus der Gestalt der Geißeln hervor, die sich von der Basis (von ihrem Ansatzpunkte am Spirillenkörper) an gegen die Spitze zu verjüngt, was auf ungleiche Länge der zusammenklebenden Einzelgeißeln schließen läßt. Ganz einwandsfrei lehrt dies aber häufig direkt die Beobachtung von Spirillen, die in einem der dünnflüssigen Nährmedien aufgeschwemmt sind. Wurde das Präparat nicht umrandet, so stellen die Spirillen bei beginnender Eintrocknung die Vorwärtsbewegung ein. Sie bleiben am Objektträger liegen und wirbeln mit den Geißeln herum, ohne daß der Körper dadurch irgendwie in Mitbewegung versetzt wird. Plötzlich beginnen an einzelnen Stellen, und zwar scheinbar gerade dort, wo die Flüssigkeitsschicht am dünnsten ist, die Geißelbüschel sich zu entfalten. Möglicherweise spielt der mechanische Druck des Deckglases dabei eine wesentliche Rolle. Aus einer dicken Geißel entstehen durch Längsteilung 2—3 feinere, die sich unabhängig voneinander bewegen, bald stillehalten, bald weiterwirbeln, und die sich meist noch weiter in dünnere Fäden spalten. Oft kann man auf diese Weise bis zu 15 Geißeln an einem Pole wahrnehmen, von denen einzelne dicker als die übrigen sind, also wahrscheinlich noch aus mehreren Teilgeißeln bestehen. Es ist anzunehmen, daß man in dem zuletzt genannten Falle schon teilweise die feinsten Einzelgeißeln sehen kann. Oft findet auch ein teilweises oder vollständiges Wiederzusammenlegen der Einzelgeißeln und darauffolgendes Wiederentfalten statt.

Die Zopfbildung findet auch bei Pseudomonas-Arten, bei Bacillen und Sarcinen statt, überhaupt bei allen Bakterienarten, bei denen jedes Einzelindividuum regelmäßig ein Geißelbüschel oder eine Mehrzahl von Geißeln ausbildet, die von benachbarten Stellen der Membran entspringen. Die Zopfbildung ist besonders bei den zuletzt genannten beiden Arten für die Darstellung der Geißeln an den lebenden Individuen von wesentlicher Bedeutung, denn man hat es bei den Geißeln, die an lebhaft beweglichen Bakterien sichtbar werden, stets nur mit Zöpfen zu tun. Dies geht aus verschiedenen Beobachtungen hervor, die später (p. 69) noch eine ausführliche Erwähnung finden werden. Es sei hier nur bemerkt, daß man z. B. auch an Typhusbacillen unter günstigen Umständen ein völliges Entfalten der Geißelzöpfe beobachten kann (s. p. 69).

Durch diese Beobachtungen werden verschiedene bis jetzt noch strittige Fragen erledigt. So 1) die Frage, ob bei den Geißeln der

Bakterien eine Verzweigung oder ein Zerfließen vorkommt, 2) die Annahme von A. Fischer (11, p. 149), daß die Bakterien Haupt- und Nebengeißeln besitzen, ferner auch die Frage, ob die von Zettnow (36) gefundene und von ihm Loefflerscher Korkzieherbacillus genannte Art mit den von Loeffler (15) abgebildeten Bakterien identisch ist. Widerlegt wird dadurch auch Bütschlis Annahme, daß die Geißeln von Spirillen und mancher Schwefelbakterien einer mit dem Alter der Geißeln zunehmenden Zerfaserung unterliegen. Bütschli hatte in Geißelpräparaten von Ophidomonas jenensis, Chromatium okenii, Rhabdomonas rosea Cohn und von Spirillum volutans Cohn, die nach der Loefflerschen Methode hergestellt worden waren, eigenartige Erscheinungen an den Geißeln beobachtet, die er in Abbildungen wiedergibt. Es sind da Geißeln zu sehen, die als dicke Stränge vom Bakterienkörper ausgehen und sich dann in der Längenmitte oder erst nahe der Spitze in zwei oder mehrere feinere Fäden spalten. Auf Grund dieser Beobachtungen glaubt Bütschli von der alten Anschauung abgehen zu müssen, daß die Spirillen und die Schwefelbakterien aus zahlreichen Einzelgeißeln bestehende Geißelbüschel besitzen. Er nimmt vielmehr an, daß diese Geißeln einer allmählichen Zerfaserung unterliegen, wie die Cirren und Membranellen der Ciliaten und wie sie bei Einwirkung mazerierender Mittel auch bei den Geißeln der tierischen Spermatozoen nachgewiesen wurde. Durch die obigen Beobachtungen wird also, wie erwähnt, seine Auffassung widerlegt. Desgleichen wird auch seine Ansicht vom bandförmigen Querschnitte der Spirillengeißeln hinfällig. Seine Figuren 6b, 8 und 4c erklären sich ganz einfach als teilweise gespaltene Geißelbüschel, so wie man sie an den lebenden Spirillen sehr häufig zu sehen bekommt. Was die Querbänderung der Geißeln anbelangt, von der Bütschli spricht, so könnte dieselbe möglicherweise durch Uebereinanderlagerung oder Nebeneinanderlagerung von in verschiedener Weise geschlängelten Einzelgeißeln entstanden sein. Doch läßt sich darüber nichts Bestimmtes sagen.

4. Das Entfalten der Geißelzöpfe und ihre Ursachen.

Aus den oben beschriebenen Beobachtungen des Entfaltens der Geißeln geht hervor, daß bei den in Bewegung befindlichen Spirillen die Einzelgeißeln im allgemeinen zusammenhaften und dickere Stränge, sogenannte Zöpfe, bilden. Beim Abtöten tritt unter Umständen ein Entfalten der Geißeln ein. Doch kommt es dabei darauf an, ob das Absterben der Bakterien allmählich oder plötzlich erfolgt. Im ersteren Falle kommt es wohl stets zu einer mehr oder minder starken Entfaltung. Im letzteren Falle spielt das Medium, in welchem sich die Bakterien befinden, eine wesentliche Rolle, wie die folgenden Versuche lehren:

Versuch I. Von der Oberfläche einer 24 Stunden alten Agarkultur wurden die Spirillen in einem großen Tropfen destillierten Wassers verteilt, so daß dasselbe nur wenig milchig getrübt erschien. Untersucht zeigten sich die Spirillen allgemein in reger Bewegung, von den Geißeln war aber nichts zu sehen.

Versuch II. Ein kleiner Tropfen von dieser Aufschwemmung wurde in einem größeren Tropfen einer 5-proz. Hämateinlösung verteilt. Die Spirillen erscheinen getötet und zumeist mit einer dicken Geißel an einem oder an beiden Polen. Manchmal sind 2—3 Geißeln an einem Pole, selten ihrer mehr zu sehen. (Die Hämateinlösung von 5-proz. Konzentration bewirkt, wie später p. 30 noch ausführlich angegeben werden wird, eine außerordentlich ausgiebige Färbung der Geißeln sämtlicher Bakterienarten.

Es werden durch sie auch die zartesten Einzelgeißeln von Spirillum volutans zur Darstellung gebracht[1]).)

Bezüglich des Verhaltens der Geißeln im destillierten Wasser herrscht allgemein die Ansicht [Migula (8, p. 106)], daß dieselben darin aufquellen und sich schließlich ganz auflösen. Ich konnte diese Annahme niemals bestätigt finden. Vielmehr ließen sich die Geißeln selbst nach 24-stündigem Verweilen im destillierten Wasser in unveränderter Gestalt durch Färbung zur Darstellung bringen. Als Ursachen für die als Verquellungen angeführten Erscheinungen dürften vielmehr die Vorgänge beim Eintrocknen und Fixieren der Geißeln in Betracht kommen.

Versuch III. Zur Aufschwemmung der Spirillen im destillierten Wasser wird ein kleiner Tropfen einer 1-proz. Osmiumsäurelösung hinzugefügt und darin verteilt. Alle Spirillen erscheinen getötet, Geißeln sind nicht wahrzunehmen.

Versuch IV. Von dieser Aufschwemmung wird eine kleine Menge mit 5-proz. Hämateinlösung vermischt. Die Geißelzöpfe erscheinen in der überwiegenden Mehrzahl zu Garben[2]) entfaltet mit oft 15—20 feinen Fäden an einem Pole. Vereinzelt sieht man auch dickere Stränge, die aber stets noch von einigen dünneren Fäden umgeben sind.

Der Osmiumsäurezusatz bewirkt also neben der Abtötung der Spirillen ein Entfalten der Geißelbüschel, jedoch keine Darstellung (Sichtbarmachung) derselben.

Versuch V. Bringt man die Spirillen direkt von der Agaroberfläche in 1-proz. Osmiumsäure, so werden sie abgetötet, die Geißeln bleiben aber ebenfalls unsichtbar.

Versuch VI. Ueberträgt man die Spirillen von der Aufschwemmung V in Hämateïnlösung, so treten die Geißeln an jedem Individuum in größerer Anzahl in Garben in Erscheinung.

Es gilt also ganz allgemein, daß die Osmiumsäure, welche die Bakterien augenblicklich abtötet, in Lösung bis zu 1-proz. Konzentration die Geißeln nicht zur Darstellung bringt, daß sie aber stets ein Entfalten der Geißelzöpfe bewirkt.

Versuch VII. Werden die Spirillen von der Agaroberfläche in 5-proz. Hämateïnlösung gebracht, so werden sie darin augenblicklich abgetötet. Man sieht durchweg an jedem Spirillum einen dicken Geißelstrang, selten sind 2—3 dünnere Geißeln wahrzunehmen. Die Spirillen erscheinen zu Haufen zusammengeballt und es ist unmöglich, eine gleichmäßige Verteilung zu erzielen.

Die Hämateïnlösung tötet die Spirillen zwar ab, bewirkt aber kein Entfalten der Geißeln.

Um andere Substanzen auf ihre geißelentfaltende Wirkung zu untersuchen, muß man die Spirillen aus den Lösungen dieser Substanzen in Hämateïnlösung übertragen. Die letztere bewirkt, wie schon erwähnt, eine ausgiebige Färbung selbst der feinsten Geißelfäden und nur auf diese Weise erhält man die Gewähr dafür, daß auch alle vorhandenen Geißeln in Erscheinung treten. Es wurden zunächst Elektrolyte in Betracht gezogen. Von diesen geben aber viele mit Hämateïn Ausfällungen, andere wandeln es in nicht färbende Verbindungen um. Aus einer großen Zahl von Elektrolyten ließen sich nur die folgenden vier ausscheiden, die sich gegen Hämateïn indifferent verhalten: $MgSO_4$, $CdSO_4$, $CdCl_2$ und $Co(NO_3)_2$.

Versuch VIII. Bringt man in eine dieser Lösungen von 1—10-proz. Konzentration Spirillen direkt von der Agaroberfläche, so beobachtet man so ziemlich an allen Individuen 1—3 dicke, mitunter bis zu 5 feinere Geißeln.

Versuch IX. Die Erscheinung bleibt genau die gleiche, wenn man den Lösungen Osmiumsäure zusetzt und dann die Spirillen hineinbringt.

---

1) Dieser sowie die sämtlichen noch weiterhin beschriebenen Versuche, bei denen Hämatein zur Färbung der Geißeln in Anwendung kam, wurden nach der Vorschrift ausgeführt, die auf p. 33 in dem Abschnitt V, 2 über das Abreißen der Geißeln angegeben ist.

2) Als Garben mögen in Zukunft immer die vollständig entfalteten Geißelbüschel bezeichnet werden, bei denen gegen 20 feine Fäden an einem Pole in Erscheinung treten.

Versuch X. Färbt man Geißeln der nach VIII und IX behandelten Spirillen nachträglich durch Zusatz von Hämateïn, so treten an den einzelnen Individuen nur teilweise noch mehr Geißeln hervor. Man kann hierbei zweckmäßig derart verfahren, daß man die nach VIII oder IX angefertigten nicht oder nur teilweise umrandeten Präparate allmählich austrocknen läßt und dann bei Beginn des Luftzutrittes an einem der Ränder Hämateïn zufließen läßt. In den mittleren Partieen des Präparates und vor allem an den der Einflußseite gegenüberliegenden Stellen finden fast gar keine Strömungen statt, so daß die Spirillen ruhig an ihrem Orte verharren. Man kann so den Färbevorgang an ein und demselben Individuum verfolgen. Man beobachtet dabei, daß an Spirillen, bei denen man vorher 1—3 dicke Geißeln sah, meist keine weiteren Geißeln mehr hinzukommen, höchstens hier und da noch 1—2 äußerst feine Fäden. Bei Spirillen, die ungefähr 5 Geißeln erkennen ließen, kommen meist noch einige weitere zum Vorschein. An den in geringerer Zahl vorhandenen Individuen aber, die geißellos erschienen waren, treten Garben auf, die mitunter bis zu 15 Geißeln enthalten. Derartige Spirillen mit zahlreichen Geißeln kommen um so häufiger vor, je geringer die Konzentration der Lösung ist.

Man erhält ein entsprechendes Ergebnis, wenn man die Spirillen aus der Salzlösung in die Hämateïnlösung überträgt, nur kann man in diesem Falle natürlich nicht die Vorgänge an einem und demselben Individuum verfolgen.

Versuch XI. Geht man zu Lösungen von immer geringerem Gehalte über, z. B. von 0,1—0,05-proz. Konzentration, so vermag man dann nur noch an einer Minderzahl der Spirillen zarte Geißeln je 1—3 an einem Pole zu erkennen und beim Färben mit Hämateïn treten entsprechend häufiger die Garben auf, bis man dann zu einer Konzentration gelangt, bei der ungefärbt gar keine Geißeln mehr zu sehen sind, indessen nach Behandlung mit Hämateïn bei der Mehrzahl der Spirillen Garben auftreten.

Derartig verlaufen die Erscheinungen aber nur bei drei der angegebenen Substanzen, nämlich bei denjenigen, die auch schon in der geringsten der verwendeten Konzentrationen die Spirillen abtöten. In Magnesiumsulfatlösungen ist letzteres nicht der Fall, daher zeigen die Vorgänge hier ein etwas anderes Bild: Mit zunehmender Verdünnung nimmt hier auch die Beweglichkeit der Spirillen zu. Im ungefärbten Zustande sieht man dann an den rasch beweglichen Individuen eine dicke Geißel, bei den nur träge Bewegungen vollführenden Bakterien, die kaum von der Stelle kommen, gewahrt man oft 2—3 Geißeln. Nach dem Hämateïnzusatz beobachtet man an den Spirillen, die sich in Bewegung befanden, ebenfalls entsprechend nur 1 bezw. 2—3 Geißeln.

An den am Objektträger ausgeschiedenen toten Spirillen aber, die vorher geißellos erschienen waren, treten die Garben auf. Auch hier kommt man zu einer Verdünnung, bei der trotz allgemeiner Bewegung der Spirillen die Geißeln nicht mehr wahrzunehmen sind. Beim Färben mit Hämateïn erscheinen dann allgemein die nicht entfalteten dicken Stränge.

Versuch XII. Bringt man die Spirillen nicht direkt von der Agaroberfläche in die auf ihre Wirkung zu untersuchende Lösung, sondern verteilt man sie erst im destillierten Wasser und überträgt sie dann in die Lösung, so tritt im allgemeinen ein stärkeres Entfalten der Geißeln zutage. Dies ist auch erklärlich, da die Spirillen im destillierten Wasser ihre Bewegungen schon teilweise etwas verlangsamen.

Versuch XIII. Bringt man die von der Agaroberfäche entnommenen Spirillen in destilliertes Wasser, dem etwas Osmiumsäure zugesetzt wurde, so werden sie, wie dies in III und IV angeführt worden ist, sofort abgetötet und entfalten dabei die Geißeln. Ueberträgt man die Spirillen hierauf in einige der obigen unter VIII erwähnten Lösungen, so erscheinen selbst bei stärkerer Konzentration derselben (5—10-proz.) ungefärbt, wie nach Hämateïnfärbung allgemein mehr Geißeln an den einzelnen Individuen, als beim direkten Uebertragen der Spirillen von der Agaroberfläche in die Lösungen (Versuch VIII—X). Allerdings tritt hierbei bei weitem nicht jene Entfaltung der Geißeln ein, wie man sie nach IV in dem mit Osmiumsäure versetzten destillierten Wasser erhält.

Ungefärbt sieht man 1—5 Geißeln, mit Hämateïn gefärbt, beobachtet man 3—7 Geißeln. Geht man zu Lösungen von geringerer Konzentration (0,5—0,05-proz.) über, so nimmt ungefärbt sowohl die Zahl der Geißeln am einzelnen Individuum, als auch die Zahl der Spirillen, an denen noch Geißeln zu sehen sind, ab. Dagegen tritt beim Färben im selben Maße eine immer stärkere Entfaltung der Geißelbüschel zutage.

Bei Magnesiumsulfat verschwinden ungefärbt die Geißeln schon bei einer verhältnismäßig höheren Konzentration, als dies nach XI beim direkten Uebertragen in die Lösungen der Fall war. Dies ist verständlich, da in letzterem Falle die Geißeln zu Zöpfen verflochten waren, während sie im ersteren ziemlich vollständig entfaltet wurden.

Versuch XIV. Werden die Spirillen direkt von der Agaroberfläche in Zuckerlösungen gebracht, so sind die Geißeln nur bei stärkeren Konzentrationen wahrzunehmen. Am ehesten ist es noch der Fall bei Traubenzucker, hier kommen die Geißeln schon bei einer 4-proz. Lösung vereinzelt an den lebenden Individuen zum Vorschein,

bei Rohr- und Milchzucker tritt dies aber erst in 10-proz. Lösungen ein. Die Spirillen sind vereinzet selbst noch in 20-proz. Lösungen lebend und in schwacher Bewegung. Die Geißeln sind dort zumeist, stets aber an den lebenden Individuen zu sehen. Lebhaftere Geradeausbewegung ist aber erst in Lösungen von 2-proz. Konzentration abwärts zu beobachten, in denen aber von den Geißeln nichts mehr wahrzunehmen ist.

Versuch XV. Bringt man die Bakterien aus einer Aufschwemmung in destilliertem Wasser mit Osmiumsäurezusatz in eine der Zuckerlösungen, so kommen auch in 20-proz. Milch- und Rohrzuckerlösung keine Geißeln zur Darstellung. In 20-proz. Traubenzuckerlösung treten die Geißeln nur sehr selten hervor und dann äußerst dünn, 1—2 an der Zahl, mitunter kommen sie nach einiger Zeit durch kleine Pünktchen angedeutet in Garben bis zur 5-Zahl an einem Individuum zum Vorschein.

Versuch XVI. Behandelt man die Spirillen, nachdem man sie in die Zuckerlösungen gebracht hat, mit Hämateïn, so ist folgendes zu beobachten: Wurde nach XIV, also ohne Osmiumzusatz verfahren, so erscheinen bei Lösungen geringerer Konzentration (2-proz. oder weniger), in welchen die Bakterien lebhaft beweglich sind, durchwegs die dicken Stränge, 1—2 an der Zahl, in Lösungen stärkerer Konzentration dagegen (10—20-proz.), kommen dicke Stränge nur selten vor, die Geißelbüschel sind zum großen Teil in Garben bis zu 15 Geißeln entfaltet oder sie befinden sich im Zustande beginnender Entfaltung.

Versuch XVII. Im zweiten Falle aber (XV) nach vorheriger Abtötung der Spirillen durch Osmiumsäure, erhält man bei Lösungen der verschiedensten Konzentration dasselbe Bild, nämlich die Geißelbüschel im Zustande völliger Entfaltung, in derselben Weise, als wären die Spirillen gar nicht in die Zuckerlösungen übertragen, sondern gleich aus der mit Osmiumsäure versetzten Aufschwemmung in destilliertem Wasser mit Hämateïn gefärbt worden.

Erwähnt sei hier noch die folgende, schon früher angeführte Erscheinung:

Versuch XVIII. Bringt man einen kleinen Tropfen aus dem Kondenswasser einer Agarkultur oder aus einer Bouillonkultur derart zwischen Objektträger und Deckglas, daß nur eine äußerst dünne Flüssigkeitsschicht entsteht, so sieht man an den in Vorwärtsbewegung befindlichen Spirillen zunächst stets nur je eine dicke Geißel. Bei beginnender Austrocknung des Präparates werden die Spirillen am Objektträger ausgeschieden und wirbeln nur mehr mit den Geißeln herum. Diese fangen plötzlich an, sich der Länge nach zu teilen und in dünnere Fäden zu entfalten. An einzelnen Spirillen kann man so bis zu 15 äußerst zarte Einzelgeißeln an einem Pol wahrnehmen.

Aus den Versuchsreihen I—XVIII ist das Folgende zu entnehmen: Die Spirillen vereinigen bei lebhafter Vorwärtsbewegung, gleichgültig in welchem Medium sie sich befinden, die Einzelfäden ihrer Geißelbüschel zu dicken Strängen, den sogenannten Zöpfen. Arbeiten die Geißeln vor dem allmählichen Absterben nur mehr ganz langsam, so daß der Körper nur wenig mehr bewegt wird, und schließlich ganz zur Ruhe kommt, dann beginnen die Geißelbüschel sich mehr oder weniger vollständig zu Garben zu entfalten.

Werden die Spirillen, die in einem beliebigen indifferenten Medium aufgeschwemmt sind, aber plötzlich abgetötet, z. B. durch Hinzufügen von Spuren einer Substanz zur Aufschwemmung, die schon in ganz geringer Menge abtötend wirkt, oder werden sie an und für sich in ein abtötendes Medium gebracht, so hängt das Entfalten der Geißeln wesentlich von der Natur des Aufschwemmungsmediums und von der Konzentration der in ihm gelösten Substanzen ab.

Im destillierten Wasser tritt jederzeit völlige Entfaltung ein[1]), in Nicht-Elektrolytlösungen im allgemeinen noch bei ziemlich starker Konzentration (20-proz.), in Elektrolytlösungen dagegen findet sie nur in Lösungen von geringer Konzentration (0,1—0,01-proz. oder weniger) vollständig statt, mit zunehmender Konzentration jedoch nur teilweise

1) Daraus erklärt es sich auch, daß A. Fischer (11, p. 120), nachdem er das Aufschwemmungsmedium der Bakterien sehr stark verdünnt hatte, keine Zöpfe mehr nachweisen konnte, während sie in der unverdünnten Flüssigkeit in großer Zahl aufgetreten waren. Die Zöpfe waren also nicht der Auflösung oder Aufquellung, wie Fischer annimmt, anheimgefallen.

und schließlich gar nicht mehr. Ja es kommt in Elektrolytlösungen von verhältnismäßig stärkerer Konzentration (5—10-proz.) sogar, nachdem die Geißeln vorher im destillierten Wasser vollständig zur Entfaltung gebracht worden waren, ein teilweises Wiederzusammenlegen der Geißeln eines Büschels zustande, das allerdings durch mechanische Einflüsse, z. B. durch Strömungen beim Uebertragen der Bakterien, wesentlich gefördert werden dürfte.

Bei Osmiumsäure, die unter den Elektrolyten eine gewisse Sonderstellung einzunehmen scheint, dürfte die Entfaltung der Geißeln in stärkerer Konzentration wahrscheinlich auch verhindert werden, so daß bei ihr bloß ein Zurückbleiben der Wirkung gegenüber anderen Elektrolyten zu verzeichnen wäre.

Diese Vorgänge dürften wahrscheinlich mit dem elektrischen Zustande der Medien und der Beeinflussung desselben beim Einbringen der Bakterien in Zusammenhang zu bringen sein. Darauf lassen vor allem die im folgenden Abschnitte beschriebenen Versuche schließen. Aus denselben ergibt sich nämlich die bemerkenswerte Tatsache, daß bei abgetöteten Bakterien das Geißeldarstellungsvermögen der verschiedenen Substanzen fast stets gleichsinnig verläuft mit einer Begünstigung der Zopfbildung.

Obwohl kein Zweifel darüber bestehen kann, daß der Zopfbildung bei der Sichtbarmachung der Geißeln im Dunkelfelde eine wesentliche Bedeutung zukommt, so ist sie dennoch nicht allein dafür ausschlaggebend. Es muß, um das letztere zu bewirken, vielmehr noch ein anderer Umstand hinzutreten. Denn wie aus den Versuchen II und XVI hervorgeht, sind auch im destillierten Wasser und in Zuckerlösungen an den lebenden Bakterien die Geißeln zu Zöpfen verflochten, und dennoch kommen in diesem Falle die Geißeln nicht zur Darstellung.

5. Weitere Versuche zur Aufklärung der Geißeldarstellung.

Um nun genau feststellen zu können, welche anderen Umstände bei der Sichtbarmachung der Geißeln noch in Betracht kommen könnten, wurde eine Reihe systematischer Versuche mit einer größeren Zahl von Lösungen verschiedener Elektrolyte und Nichtelektrolyte unternommen. Bei der Durchführung der Versuche waren die folgenden Erwägungen maßgebend: Die Untersuchung am abgetöteten, an derselben Stelle verharrenden Objekte, war derjenigen an den lebenden, rasch hin und herschießenden und daher schwieriger zu beobachtenden Bakterien vorzuziehen. Die Spirillen wurden daher, bevor sie in die bezüglich ihrer Wirkung zu untersuchende Lösung kamen, durch Behandlung mit Osmiumsäuredämpfen abgetötet. Der direkte Zusatz von Osmiumsäure zur Spirillenaufschwemmung wurde vermieden, um die Einwirkung der Osmiumsäure auf die in Lösung befindlichen Substanzen möglichst hintanzuhalten.

Technische Bemerkungen.

Es wurden nur sorgfältigst in der im Abschnitte II p. 5 angegebenen Weise gereinigte Objektträger und Deckgläser zur Anwendung gebracht. Gewöhnliche käufliche Objektträger wurden als Hilfsobjektträger zum Aufbringen der Bakterienaufschwemmung und solche mit feingeschliffenen Oberflächen als Untersuchungsobjektträger zum Anfertigen der Präparate verwendet. Zunächst wurden zwei Hilfsobjektträger bereitgehalten; auf den einen wurde ein kleiner, auf den anderen ein großer Tropfen destillierten Wassers aufgetragen. Die Spirillen von der Oberfläche einer weniger als 24 Stunden alten Agarkultur wurden unter möglichster Vermeidung der Mitnahme irgendwelcher Nährbodenbestandteile ganz dicht in dem kleinen Tropfen verteilt. Von diesem wurde eine Spur in den größeren Tropfen übertragen und darin gleichmäßig aufgeschwemmt, so daß eine schwach milchige Trübung entstand. Dieses

nochmalige Uebertragen wurde zu dem Zwecke durchgeführt, um eine möglichst gleichmäßige Verteilung der Bakterien zu erreichen, sowie um das Einbringen irgendwelcher von der Agarfläche stammender Stoffe zu vermeiden. Der größere Aufschwemmungstropfen wurde hierauf 2 Minuten lang der Einwirkung von Osmiumsäuredämpfen überlassen, und zwar derart, daß der Objektträger-Tropfen nach unten über ein geöffnetes Fläschchen mit 1-proz. Osmiumsäure gelegt wurde (s. Fig. 4). Auf einen Untersuchungsobjektträger wurde dann ein Tropfen der zu untersuchenden Lösung gebracht, in diesen eine Spur von der Bakterienaufschwemmung verteilt, aber so, daß die Platinöse, mit der die Uebertragung stattfand, stets nur an der Oberfläche des Tropfens blieb, ohne an den Objektträger selbst anzukommen. Diese Verteilung wurde hierauf mit einem möglichst kleinen Deckglase zugedeckt, so daß die Flüssigkeitsschicht immerhin eine gewisse Mächtigkeit besaß, und die Bakterien in dieser Schicht frei schwimmen konnten. Der Vorteil der zuletzt erwähnten Maßnahme hatte sich aus den im Abschnitt V. 3. über das Abreißen der Geißeln beschriebenen Versuchen dargetan, denn es hatte sich erwiesen, daß die Geißeln besonders dann leicht abreißen, wenn die toten Bakterien zu Boden sinken und noch Flüssigkeit über sie hinwegströmt.

Fig. 4.

Es wurden entweder kreisrunde Deckgläser von 1 cm Durchmesser verwendet oder Teilstücke von 16—18 mm quadratischen Deckgläsern.

In der zu untersuchenden Lösung konnte man dann im allgemeinen bei verhältnismäßig stärkerer Konzentration (z. B. 5-proz.) die Geißeln bei allen oder bei der überwiegenden Mehrzahl der Spirillen in der Zahl 1—3, oft bis zu 5 an einem Pole sehen [1]). Wurden Lösungen von geringerer Konzentration angewendet, so nahm mit der zunehmenden Verdünnung die Zahl der Spirillen, an denen Geißeln zu sehen waren, sowie auch die Zahl der Geißeln an den einzelnen Spirillen ständig ab, bis bei einer bestimmten Verdünnung nichts mehr von Geißeln wahrzunehmen war. Die Lösungen wurden im allgemeinen in 10-proz. Konzentration hergestellt, und dann mit der gleichen doppelten, dreifachen usw., 10-, 20-fachen usw., 100-fachen usw. Menge destillierten Wassers verdünnt und jedesmal in Untersuchung gezogen. Gelangte man dann an den Punkt, an welchem keine Geißeln mehr in Erscheinung traten, so wurde nochmals die Lösung von der nächst- und zweithöheren Konzentration untersucht, bis die Geißeln wieder vereinzelt auftraten, hierauf nochmals der Kontrolle halber die nächstniedrigere Lösung zur Anwendung gebracht und auf Wahrnehmbarkeit der Geißeln geprüft.

Diejenige der Grenzkonzentrationen, bei welcher bei wiederholten Versuchen in übereinstimmender Weise die Geißeln nicht zu sehen waren, wurde als „untere Grenze der Sichtbarmachung der Geißeln“ bezeichnet. Auch bei späteren Kontrollversuchen wurden dieselben oder doch nahezu dieselben Werte für die unteren Grenzkonzentrationen gefunden. Doch sei darauf hingewiesen, daß immerhin gewisse Schwankungen festzustellen waren. Wie bei allen Fällungsversuchen mit Eiweißsubstanzen, so können auch hier die Werte keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen, sondern sie sollen vielmehr dazu dienen, die Größenordnung festzustellen, innerhalb deren sich die Erscheinungen abspielen.

In der folgenden Tabelle III sind die unteren Grenzen der Konzentrationen für die in Anwendung gebrachten Lösungen in zweierlei

---

1) Diese Konzentrationsangabe gilt natürlich vor allem nur für vollkommen neutral reagierende Salzlösungen, so z. B. von NaCl, KCl usw. Enthalten die Lösungen aber freie Säure, dann treten die Geißeln stets erst bei viel geringerer Konzentration hervor: so in $Al_2(SO_4)_3$-Lösung erst bei 0,025 Proz., in $AuCl_3$ bei 0,33 Proz., in Oxalsäure bei 0,025 Proz., in HNO_3 und in As_2O_3 bei 0,01-proz. Konzentration.

Tabelle III.

Substanz	Aequivalentgewicht	Untere Grenze der Geißeldarstellung		Molekulares Geißeldarstellungsvermögen x 10
		Abs. Konzentration (Anzahl der Gramme in 100 ccm Aqua dest.)	Konzentration in Milligramm-Aequivalenten im Liter x 10^6	
NaOH	40,1	—	—	0
KOH	56,2	—	—	0
KJ	166,0	1,25	75 300	133
KBr	119,1	0,075	6 300	1 587
KCl	74,6	0,05	6 700	1 493
NaCl	58,5	0,05	8 550	1 170
$BaCl_2 + 2$ aq	122,1	0,025	2 050	4 878
$CaCl_2$	55,5	0,0125	2 250	4 444
$Al_2Cl_6 + 12$ aq	44,5	0,001	220	45 454
Fe_2Cl_6	54,1	0,001	180	55 556
$CdCl_2$	109,7	0,01	911	10 977
$CuCl_2 + 2$ aq	85,3	0,005	590	16 949
$HgCl_2$	135,6	0,0083	610	16 393
$AuCl_3$	113,2	0,0033	290	34 483
$PtCl_4$	106,7	0,01	930	10 753
HCl	36,5	0,00018	49	202 778
K_2SO_4	87,2	0,01	1 200	8 333
$Na_2SO_4 + 10$ aq	161,2	0,05	3 100	3 226
$CaSO_4 + 2$ aq	86,05	0,0084	980	10 204
$MgSO_4$	123,3	0,02	1 600	6 250
$Al_2(SO_4)_3 + 18$ aq	111,1	0,001	90	111 111
$Cr_2(SO_4)_3 + 18$ aq	119,45	0,0083	690	14 493
$ZnSO_4 + 7$ aq	143,8	0,017	1 180	8 475
$MnSO_4 + 7$ aq	138,6	0,0083	598	16 722
$FeSO_4 + 7$ aq	139,1	0,0125	898	11 136
$FeSO_4(NH_4)_2SO_4 + 6$ aq	97,9	0,0017	174	57 471
$NiSO_4 + 7$ aq	140,5	0,005	360	27 778
$CuSO_4 + 6$ aq	124,85	0,008	640	15 625
$K_2SO_4 + Al_2(SO_4)_3 + 24$aq	118,65	0,001	94	106 892
H_2SO_4	49,0	0,0002	40	250 000
KNO_3	101,2	0,033	3 270	3 058
$NaNO_3$	85,1	0,083	9 750	1 026
$Co(NO_3)_2 + 6$ aq	145,6	0,02	1 370	7 299
$UO_2(NO_3)_2 + 6$ aq	251,85	0,0025	99	101 010
HNO_3	63,1	0,00049	78	128 571
K_2CO_3	69,15	0,1	10 450	957
$Na_2CO_3 + 10$ aq	143,15	0,3	20 970	477
$(NH_4)_2CO_3 +$ aq	57,1	0,0625	10 940	914
Li_2CO_3	37,1	0,085	22 940	436
KH_2PO_4	45,40	0,025	5 507	1 816
$Na_3PO_4 + 12$ aq	126,8	0,05	4 000	2 500
$Na_2HPO_4 + 12$ aq	119,5	0,0208	1 790	5 587
K_2CrO_4	97,2	0,033	3 400	2 941
K_4FeCy_6	105,5	0,02	1 890	5 291
K_3FeCy_6	109,9	0,025	2 280	4 986
As_2O_3	33,0	0,0025	760	13 158
$C_2H_3O_2Na$	136,1	0,071	5 222	1 915
$UO_2(C_2H_3O_2)_2 + 2$ aq	212,8	0,0083	390	25 641
$C_2H_4O_2$ (Essigsäure)	60,0	0,05	8 300	1 520
Weinsaures K	113,15	0,083	7 300	1 370
Weinsäure	75,0	0,005	670	14 925
Oxalsäure	63,05	0,00625	990	10 101
Zitronensäure	70,0	0,001	143	70 000
Digallussäure (Tannin)	322,1	0,02	620	16 129

Substanz	Aequivalentgewicht	Untere Grenze der Geißeldarstellung		Molekulares Geißeldarstellungsvermögen x 10
		Abs. Konzentration (Anzahl der Gramme in 100 ccm Aqua dest.)	Konzentration in Milligramm-Aequivalenten im Liter x 10^6	
Methylalkohol	32,0	3,2	1 000 000	10
Aethylalkohol	46,1	0,56	121 474	82
Formaldehyd	30,0	0,5	167 000	60
Acetaldehyd	44,0	0,88	200 000	50
Pyrogallol	126,1	1,0	79 300	126
Hämateïn	228,0	0,0133	581	17 212
Traubenzucker	180,1	10,00	555 247	18
Rohrzucker	332,1	20,00+	602 228+	— 17
Milchzucker	360,2	20,00+	555 247+	— 18
Gelatine	—	0,25	—	—
Agar-Agar	—	0,067	—	—

Weise angegeben: In Reihe 2 als absolute Konzentration (Anzahl der Gramme in 100 ccm destillierten Wassers, in Reihe 3 in Milligramm-Aequivalenten im Liter Wasser. In Reihe 4 sind die reziproken Werte der in Reihe 3 angeführten Zahlen angegeben, die als „molekulares Geißeldarstellungsvermögen“ bezeichnet werden sollen.

Aus der Tabelle III ist folgendes zu entnehmen:

1) Die Darstellung der Geißeln tritt erst oberhalb einer gewissen für jede Substanz charakteristischen Konzentration ein.

2) Die Nichtelektrolyte, wie Zuckerarten, Alkohole, Aldehyde und Kolloide, zeigen bezüglich der Geißeldarstellung eine verhältnismäßig schwache Wirkung.

3) Von den Elektrolyten bewirken die kaustischen Alkalien, so KOH und NaOH, keinerlei Geißeldarstellung, sehr intensiv wirken dagegen Salze und Säuren.

4) Bei verschiedenen Salzen ein und derselben Säure läßt sich durchweg eine Steigerung der Wirkung mit zunehmender Wertigkeit des Kations feststellen, während die Säure selbst an Wirkung alle ihre Salze übertrifft[1]).

1) Bezüglich der Einwirkung der freien Säuren auf die Geißeln, sei dies nun in ihren verdünnten Lösungen oder als hydrolytisch abgespaltene Säure in den Lösungen der Salze schwacher Basen, wie: Essigsaure Tonerde, Aluminiumsulfat, Alaun, Chromisulfat, Eisenoxydulammonsulfat, Eisenchlorid, Aluminiumchlorid, Goldchlorid, Platinchlorid, Kupferchlorid usw., sei bemerkt, daß in diesen sauren Lösungen neben einer ausgiebigen Beizwirkung stets eine gewisse Struktur der Geißeln hervortritt. In gewissen optimalen Konzentrationen, so bei 0,025-proz. $Al_2(SO_4)_3$, in 0,1-proz. $FeCl_3$, in 0,025-proz. Oxalsäure, in 0,01-proz. HNO_3 kommen die Garben mit 5—7 Geißeln zum Vorschein. Die Geißeln erscheinen wie von kleinen Körnchen oder Kügelchen besetzt, welche sich (s. Fig. 5a) perlschnurartig aneinanderreihen. In jeder anderen Konzentration ist die Geißeldarstellung eine minder ausgiebige: in verdünnteren Lösungen sind weniger Geißeln zu sehen und die Körnchen verschwinden allmählich, in Lösungen stärkerer Konzentration werden die Geißeln allmählich zersetzt. Sofort nach dem Einbringen der Bakterien in eine stärker konzentrierte Lösung beginnen die Geißeln sich zu verkürzen, die Knöpfchen rücken näher (s. Fig. 5b und c) aneinander, vereinigen sich zu einem einzigen Knopfe an der Geißelspitze, der beim Verkürzen der Geißel mehr und

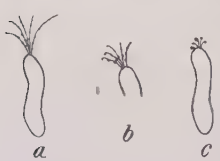


Fig. 5.

5) Zieht man dagegen Salze mit gleichem Kation in Betracht oder vergleicht man die Wirkung der Säuren selbst, so erkennt man, daß dieselbe bei beiden Arten von Elektrolyten ungefähr um so intensiver ist, je stärker die betreffende Säure bezw. je größer deren Dissoziationskonstante ist, und zwar kommt man zu der folgenden nach abnehmender Wirkung geordneten Reihe: Schwefelsäure, Salzsäure, Salpetersäure, Zitronensäure, Oxalsäure, Essigsäure, Phosphorsäure, Kohlensäure.

Diese gefundenen Gesetzmäßigkeiten ermöglichen es, einen Anhaltspunkt für die in Betracht kommenden Verhältnisse zu gewinnen. Es zeigt sich nämlich hierin eine gewisse Analogie mit den Ergebnissen, die bei den Versuchen über die Ausfällung von Kolloidlösungen und Suspensionen durch Elektrolyte erhalten wurden und die in der Fällungsregel ihren Ausdruck finden.

Die Fällungsregel besagt nach A. Müller (19) das Folgende:

1) Damit eine Ausfällung des Hydrosols bezw. der Suspension eintritt, muß die Konzentration des die Fällung bewirkenden Elektrolyten einen gewissen Schwellwert übersteigen. Unterhalb dieses Schwellwertes tritt auch bei lang andauernder Einwirkung keine Ausfällung ein.

2) Für das Fällungsvermögen eines Elektrolyten auf ein Hydrosol oder eine Suspension ist entweder nur das Anion oder nur das Kation von ausschlaggebender Bedeutung, je nachdem die Teilchen des Sols (der Suspension) positiv oder negativ elektrisch geladen sind, d. h. je nachdem sie im elektrischen Potenzialgefälle mit oder gegen den Strom wandern.

3) Das Fällungsvermögen nimmt bei Anwendung äquimolekularer Mengen von Elektrolyten mit der Wertigkeit des ausschlaggebenden Ions erheblich zu.

Diese Gesetzmäßigkeiten treten, wie oben hervorgehoben wurde, bis zu einem gewissen Maße auch bei der Geißeldarstellung in Erscheinung.

Zum Vergleiche seien im folgenden die Ergebnisse angeführt, die einige Forscher bei Untersuchungen erhielten, welche die Fällungsregel zum Gegenstand hatten, und zwar diejenigen von Schulze (20) über die Fällungswirkung einer Reihe von Elektrolyten auf Arsensulfidhydrosol, dessen Teilchen negativ elektrisch geladen sind, die von Hardy (21) über die Fällungserscheinungen bei einer negativ geladenen Mastixsuspension, ferner diejenigen, die Bechhold (22) bei ähnlichen Fällungsversuchen mit Agglutininbakterien und gewöhnlichen Bakterien erhielt. Zum Vergleiche seien nochmals die bei den Versuchen über die Geißeldarstellung erhaltenen Ergebnisse aufgeführt. Die Zahlen in den Vertikalreihen 1, 2, 3 und 4 der Tabelle IV stellen das molekulare Fällungsvermögen [nach Müller (19, p. 48)] der betreffenden Substanzen für die Hydrosole bezw. Suspensionen dar, d. h. den reziproken Wert derjenigen Konzentration in g-Molen im Liter, welche erforderlich ist, um die Koagulation hervorzubringen. In Reihe 4 sind die in derselben Weise berechneten Werte für die zur Geißeldarstellung nötigen Konzentrationen angegeben, welche man als molekulares Geißeldarstellungsvermögen bezeichnen könnte.

---

mehr an den Körperpol heranrückt, bis er ihm schließlich ganz ansitzt und dann verschwindet. Eine ähnliche Struktur der Geißeln ist auch beim Färben bezw. Beizen mit den sauren (phenolartigen) Farbstoffen, wie Hämateïn und Brasileïn, ferner mit Digallussäure (Tannin) wahrzunehmen.

Tabelle IV.

Substanz	Molekulares Fällungsvermögen				Molekulares Geißeldarstellungsvermögen
	auf As_2S_3-Hydrosol x 10^2	auf Mastixsuspension x 10^2	auf Agglutininbakterien x 10^2	auf Bakterien x 10^2	
KOH		0	0	0	0
NaOH		0			0
Essigsäure	2	143	100	100	152
Oxalsäure	410	4 545			1 010
H_3PO_4	85				
KH_2PO_4					182
HNO_3	1 738	25 000			12 857
HCl	2 026	25 000	200	100	20 278
H_2SO_4	1 249	25 000	400	100	25 000
KJ	913				133
NaJ			4	0	
KBr	1 127				159
KCl	1 022				149
NaCl	1 240	833	4	0	117
$BaCl_2$	32 318	3 571	20	0	488
$CaCl_2$	24 250		22	0	444
Al_2Cl_2	369 350				4 545
Fe_2Cl_6	270 500				5 556
$CdCl_2$					1 008
$CuCl_2$			200	40	1 695
$HgCl_2$			200	40	1 639
$PtCl_4$			200	40	1 075
K_2SO_4	663	417			833
Na_2SO_4	918				323
$CaSO_4$	18 921				1 020
$MgSO_4$	15 859	3 571	20	20	625
$Al_2(SO_4)_3$	300 136		400	400	11 111
K_2SO_4 + $Al_2(SO_4)_3$	323 250				10 689
$Fe_2(SO_4)_3$			1000	200	
$Fe(SO_4)$	18 112				1 114
$FeSO_4$ + $(NH_4)_2SO_4$	8 248				5 747
$ZnSO_4$	26 906		100	10	858
$CdSO_4$			100	10	
$MnSO_4$	21 607				1 672
$NiSO_4$	26 626		100	40	2 778
$CuSO_4$			100	40	1 563
KNO_3	850		4	0	306
$NaNO_3$	996				103
$Co(NO_3)_2$			40		730
$NaC_2H_3O_2$	640				192
K_4FeCy_6	707				529
K_3FeCy_6	890				439

Wie aus Tabelle IV hervorgeht, herrscht keine absolute Uebereinstimmung zwischen den Versuchsergebnissen bei der Geißeldarstellung und denjenigen bei der Fällung von Suspensionen. Es ist dies schließlich nicht verwunderlich in Anbetracht der Verschiedenheit der Untersuchungsobjekte, um so mehr, als ja auch die Resultate der Fällungsversuche voneinander in manchen Punkten abweichen. Immerhin läßt sich im Sinne der Zunahme der Wirkung zum größten Teil eine Uebereinstimmung feststellen.

So weisen ebenso wie bei der Geißeldarstellung auch bei der Ausfällung der negativ geladenen Suspensionen die starken Basen KOH und NaOH keine Wirkung auf.

Die größte Uebereinstimmung mit der Geißeldarstellung zeigen die Versuchsergebnisse Hardys in Reihe 2 über die Fällung einer Mastixsuspension. Es kommt hier vor allem auch der überwiegende Einfluß der Säuren gegenüber den Salzen und die Zunahme der Wirkung mit der Stärke der Säure zum Ausdruck.

Bei den anderen Vergleichsreihen kommen dagegen mehr die Analogieen bezüglich der Zunahme der Wirkung mit der Zunahme der Wertigkeit des Kations zur Geltung.

Auch ließe sich bei der Geißeldarstellung, ähnlich wie dies von Bechhold für die Fällung von Bakteriensuspensionen gefunden wurde, eine Zunahme der Wirkung mit der Abnahme der Zersetzungsspannung der Ionen feststellen. Nach Abegg und Bodländer (23) nimmt die Zersetzungsspannung einiger Kationen in folgender Reihe ab: Na, Mg, Zn, Cd, Co. In derselben Reihenfolge wächst, wie aus Tabelle IV hervorgeht, sowohl die Intensität der Koagulationswirkungen auf Hydrosole, als auch diejenige der Geißeldarstellung.

Aus den oben angeführten Tatsachen ergibt sich also, daß sich bei der Geißeldarstellung wohl ganz ähnliche Vorgänge abspielen dürften, wie bei der Ausfällung von Hydrosolen bezw. Suspensionen durch Elektrolyte. In beiden Fällen sind die elektrischen Verhältnisse von ausschlaggebender Bedeutung.

Die Geißeln zeigen ein Verhalten wie ein negativ geladenes Hydrosol. Dieser Umstand steht im Einklang mit den Versuchen von Bechhold (22, p. 421) über die elektrische Kataphorese von Bakterien, bei denen es sich ergeben hat, daß die Bakterien zur Anode wandern, also negative Ladung besitzen.

Man muß also zu der Annahme kommen, daß die Elektrolyte eine gewisse Zustandsänderung der Geißelsubstanz hervorrufen, die der Ausfällung der Hydrosole bezw. Suspensionen an die Seite zu stellen ist. Möglicherweise handelt es sich auch hier um eine Ausfällung oder Entmischung der das Geißelplasma bildenden Eiweißstoffe.

Zugleich mit dieser Ausfällung müßte aber eine Adsorption des die Ausfällung bewirkenden Elektrolyten bezw. seines Kations von seiten des Geißelplasmas einhergehen. Denn nach den Versuchen von Linder und Picton (25), Whitney und Ober (26) ist es bekannt, daß bei der Ausfällung von Hydrosolen durch Elektrolyte eine teilweise Zersetzung der letzteren eintritt und daß jenes ihrer Ionen vom ausgefällten Gel zurückgehalten wird, welches bei der Ausfällung ausschlaggebend ist. So wurden vom negativ geladenen As_2S_3-Hydrosol die Kationen adsorbiert. Diese Erscheinungen wurden auch durch die Versuche von Freundlich und Losev (27) bestätigt. Bei diesen Versuchen hatte es sich ergeben, daß bei Elektrolyten mit gleichwertigen Kationen ein Parallelismus zwischen Adsorption und Ausfällung eines Hydrosols besteht. Freundlich (28) stellte dann auf Grund seiner Versuchsergebnisse die Hypothese auf, daß die Gesetzmäßigkeiten, die bei der Ausfällung von Hydrosolen und Suspensionen zu erkennen sind, überhaupt auf die dabei stattfindende Adsorption der Elektrolyte bezw. ihrer Ionen durch das ausgefallene Gel zurückzuführen seien.

Bei der Ausfällung von Hydrosolen und der Suspensionen handelt es sich nach Freundlichs Auffassung um eine Neutralisation der Ladung derselben. Ist das Sol z. B. negativ geladen und adsorbiert es z. B. die Kationen stärker als die Anionen eines Elektrolyten, so wird nur eine ganz geringe Menge des letzteren nötig sein, um die Neutralisation hervorzubringen. Umgekehrt, wenn das Anion stärker adsorbiert

wird wie das Kation, wird zur Neutralisation eine bedeutend größere Menge des Elektrolyten nötig sein.

Wie dem nun auch sei, so bleibt jedenfalls die Tatsache bestehen, daß Fällung stets mit Adsorption einhergeht. Auf diese Weise wird es sehr wahrscheinlich, daß die Sichtbarmachung der Geißeln auf der Adsorption der Elektrolyten bezw. ihrer Kationen beruht. Diese Annahme erscheint sehr einleuchtend, da die Metalle durchaus ein sehr hohes Brechungsvermögen besitzen. Es läßt sich aber dabei durchaus nicht entscheiden, ob die soeben besprochenen Wirkungen erst von dem Augenblicke an einsetzen, in dem die Geißeln sichtbar werden, da ja die Sichtbarmachung immer nur etwas Relatives ist und von der Intensität der Lichtquelle und der Empfindlichkeit des Auges abhängt.

Auf jeden Fall ist es aber klar, daß dieselbe Einwirkung, die so von seiten der Elektrolyte auf die verhältnismäßig groben Geißeln von Spirillum volutans festgestellt werden konnte, auch bei viel zarteren Geißeln, z. B. bei denjenigen der Bacillen und Sarcinen, stattfinden wird. Daß aber dessenungeachtet bei diesen Arten in Elektrolytlösungen keine Sichtbarmachung der Geißeln eintritt, das hat seinen Grund in der allzu großen Feinheit der letzteren. Infolge dieses Umstandes wird die an den Geißeln abgebeugte Lichtmenge zu gering sein, als daß sie auf der Netzhaut des Auges eine genügend starke Erregung hervorbringen könnte, durch welche ein Lichteindruck entsteht. Tritt aber in zähflüssigen Medien (in organischen Kolloidlösungen) eine Zopfbildung ein, werden die Geißeln also dicker, dann kommen in Gegenwart von Elektrolyten auch hier die Geißeln zum Vorschein.

Im Anschluß an die vorausgegangenen Darlegungen läßt sich nunmehr leicht eine Erklärung dafür finden, daß Natur und Konzentration der in den Aufschwemmungsflüssigkeiten gelösten Substanzen auf das Entfalten der Geißeln einen so wesentlichen Einfluß ausüben. Die hier in Betracht kommenden Erscheinungen wurden schon im Vorhergehenden auf p. 13—17 beschrieben. Es hatte sich, wie dort angegeben ist, gezeigt, daß das Entfalten der Geißelzöpfe im allgemeinen beim Absterben der Spirillen eintritt. Werden die Spirillen plötzlich abgetötet, so entfalten sich die Geißelzöpfe um so vollständiger, je geringer die Menge der im Aufschwemmungsmedium gelösten Elektrolyte ist. Man kann wohl annehmen, daß hierbei die gleichen Umstände maßgebend sind, wie bei der Sichtbarmachung der Geißeln, bezw. wie bei der Fällung von Hydrosolen und Suspensionen durch Elektrolyte. Aus den Untersuchungen von Bechhold (22, p. 421) geht hervor, daß die Bakterien und demgemäß auch die Geißeln in wässerigen elektrolytfreien Aufschwemmungen eine gewisse elektrische Ladung gegenüber dem umgebenden Medium besitzen. Infolge des gleichen Ladungssinnes der Einzelgeißeln eines Büschels bestreben sie sich, voneinander zu entfernen, sich zu entfalten. Die Elektrolyte bewirken nun eine Aenderung des elektrischen Zustandes, eine Neutralisation desselben, so daß die Geißeln nur mehr der Einwirkung der Oberflächenspannung gegen das umgebende Medium unterworfen sind, derzufolge sie ihre Oberfläche zu verringern suchen. Sie werden also zusammenflocken, sich zu Zöpfen vereinigen, in derselben Weise wie die Bakterien in Elektrolytlösungen nach den Untersuchungen von Bechhold zusammenflocken. Tatsächlich kann man auch in verdünnten Säuren und in sauer reagierenden Salzlösungen ein Zusammenballen der Bakterien beobachten, so daß es oft unmöglich ist, in diesen Lösungen eine gleichmäßige Verteilung der Bakterien zu erzielen. Viel-

leicht ist auch die Bildung von enorm dicken Geißelzöpfen, so wie sie Loeffler (16) und Sacharoff (17) beschrieben haben, auf eine Art Zusammenflockung der abgerissenen Geißeln zurückzuführen.

Es ergeben sich jetzt einige Gesichtspunkte über die Möglichkeit einer allgemeinen Darstellung der Geißeln lebender Bakterien bei Dunkelfeldbeleuchtung. Zur Sichtbarmachung der Geißeln haben sich, wie schon erwähnt, bis jetzt ganz allgemein gewisse Nährlösungen, so vor allem Nährgelatine und Agarkondenswasser, am besten bewährt. Ihre Wirkung muß nach den soeben gemachten Ausführungen hauptsächlich auf die in Lösung befindlichen Elektrolyte zurückgeführt werden. Die kolloidalen Substanzen, welche sie enthalten, spielen dagegen bezüglich der Geißeldarstellung nur bei Bakterien eine Rolle, welche Geißelbüschel besitzen, oder bei denen jedes einzelne Individuum stets eine Mehrzahl von Geißeln ausbildet. In diesem Falle befördern die Kolloide durch Erhöhung der Viskosität des Mediums das Zusammenhaften der Geißeln und die so gebildeten Zöpfe werden naturgemäß leichter wahrgenommen, als die zarten Einzelgeißeln. Bei Bakterien mit Einzelgeißeln (wie bei den Vibrionen) üben die Kolloide aber bezüglich der Sichtbarmachung der Geißeln gar keine Wirkung aus. Von den Elektrolyten sind für den in Rede stehenden Zweck aber auch nur diejenigen verwendbar, welche nur eine mäßige Geißeldarstellung bewirken. Diejenigen von intensiver Geißeldarstellungskraft töten die Bakterien stets schon in Lösungen von ganz geringer Konzentration ab, bei denen die Geißeln noch gar nicht in Erscheinung treten. Durch Steigerung der Konzentration der erstgenannten Elektrolyte läßt sich auch kein Fortschritt erzielen, da ja auf Grund der oben dargelegten Erklärungsversuche der Sichtbarmachung der Geißeln nach Neutralisation ihrer Ladung wohl kaum mehr eine weitere Adsorption stattfindet, und der Neutralisationspunkt schon in Lösungen ganz geringer Konzentration erreicht sein wird. Tatsächlich erhält man auch stets von einer gewissen Konzentration an weiter keine Steigerung der Geißeldarstellung mehr.

Ein anderer Weg, der beschritten werden könnte, ist die Färbung der Geißeln im nativen Zustande. Eigentlich steht diese letzte Darstellungsweise in keinem prinzipiellen Unterschiede zu der erstgenannten und es lassen sich auch alle möglichen Uebergänge von der einen zur anderen Art feststellen. So setzt bei Hämateïn z. B. schon eine schwache Darstellung der Geißeln bei 0,02-proz. Konzentration ein, die mit steigender Konzentration allmählich zunimmt bis zu einer etwa 0,5-proz. Lösung. Von da an bis zu 1 Proz. bleibt die Wirkung so ziemlich die gleiche. Bei 1,7 Proz. tritt schon vereinzelt Beizwirkung ein, die bei 5-proz. Lösung sich in ausgiebigster Weise einstellt, und eine vollkommene Beizung bezw. Färbung der feinsten Einzelgeißeln bewirkt. Auch die unter die erste Gruppe eingereihten Erscheinungen der Geißeldarstellung mit Hilfe von Säuren und in den Lösungen sauer reagierender Salze stellen eigentlich schon eine Beizwirkung dar und könnten ebensowohl in der einen wie in der anderen Gruppe untergebracht werden. Hämateïn und Brasileïn zeigen sich den Bakterien gegenüber bedeutend weniger schädlich, als irgend eine der zuletzt genannten Substanzen. So bleiben die Bakterien noch in 0,33-proz. Lösung dieser Farbstoffe in lebendem Zustande. Allerdings werden ja dabei die Geißeln noch nicht vollständig zur Darstellung gebracht.

Nach den soeben gemachten Ausführungen scheint also nicht viel Aussicht dafür vorhanden zu sein, daß es jemals gelingen würde, die

Geißeln aller Bakterien durch native Färbung bei Dunkelfeldbeleuchtung zur Darstellung zu bringen, und wäre man bezüglich der Sichtbarmachung der Geißeln an lebenden Bakterien auf diese Weise so ziemlich an der Grenze des Erreichbaren angelangt.

V. Anwendung von Beizen und Farben zur Darstellung der Geißeln.

1. Die Geißelfärbung der in Flüssigkeiten aufgeschwemmten Bakterien.

Gelingt es, auf die im Abschnitt III beschriebene Weise zum Teil nur die Geißelverbände oder Zöpfe, so wie sie bei der Bewegung der Bakterien durch Aneinanderlagerung von Einzelgeißeln entstehen, nicht aber die letzteren selbst wahrzunehmen, so kann man mit Hilfe von Beizen oder Farben auch die Einzelgeißeln zur Darstellung bringen. Es genügt für die Betrachtung im Dunkelfelde die Anwendung der Beizen ohne nachheriges Färben, wie letzteres sonst bei der Anfertigung von Geißelpräparaten nötig ist. Ebenso kann man auch Farben allein zur Verwendung bringen. Der Unterschied beider kommt bei Dunkelfeldbeleuchtung gar nicht zur Geltung. Es entsteht in beiden Fällen eine Abscheidung der in Lösung befindlichen Substanzen (Metallsalze bezw. Farben) an den Geißeln. Der Begriff von Beize und Farbe fällt also hier vollkommen zusammen. Der Unterschied ihrer Wirkung kommt nur bei der Anwendung der gewöhnlichen Beleuchtung zum Vorschein, indem die gebeizten Geißeln dabei unsichtbar bleiben, während die gefärbten zur Wahrnehmung gelangen. Durch die Ablagerung der in der Beiz- bezw. Farbflotte gelösten Substanzen werden die Geißeln verdickt und sie treten einerseits dadurch, andererseits aber infolge der Umhüllung mit Substanzen von hohem Lichtbrechungsvermögen hellleuchtend hervor.

Diesen Vorgang kann man sehr gut beobachten, wenn man sich Geißelpräparate in der üblichen Weise nach der Loefflerschen oder Zettnowschen Färbemethode anfertigt, jedoch nur die Beizung, nicht aber die Färbung vollführt. Betrachtet man z. B. Typhusbacillen am Objektträger aufgetrocknet und fixiert bei Dunkelfeldbeleuchtung, jedoch ungebeizt und ohne Einschlußmedium nur mit einem Deckglase bedeckt, so kann man an den schwach leuchtenden Bakterien nur ganz vereinzelt eine äußerst zarte Geißel wahrnehmen. Läßt man die Beize zufließen, so treten sofort die Bakterien sowie sämtliche Geißeln hellleuchtend hervor. (Bei gewöhnlicher Beleuchtung sind die Geißeln jedoch nicht zu sehen.)

Man kann die betreffende Stelle dann in Kanadabalsam einschließen und mit einem Deckglase bedecken, und erhält auf diese einfache Weise Dauerpräparate. Um dieselben lange Zeit verwenden zu können, muß man sie in verschlossenen Gefäßen (in einer Schachtel oder in einem Glasgefäß) oder auch frei, aber mit der Präparatschicht nach unten aufheben, jedenfalls aber so, daß kein Staub aufs Deckglas gelangen kann. Dasselbe überzieht sich sonst mit einer Schicht allerfeinsten ultramikroskopischen Staubes, der eine Aufhellung des Gesichtsfeldes hervorruft und die Beobachtung außerordentlich stört.

Aber ebenso wie bei den am Objektträger oder Deckglase angetrockneten Bakterien, kann man die Geißeln auch an den in Flüssigkeiten aufgeschwemmten Individuen beizen. Bei manchen Bakterienarten gelingt die Darstellung der Geißeln auf diese Weise schon mit Hilfe der üblichen Tanninbeizen, so wie sie zur Herstellung von Geißeltrockenpräparaten Anwendung finden. Nur müssen die Beizflüssigkeiten vollkommen klar (optisch rein) sein.

Bei Typhusbacillen gelingt es z. B. mit folgenden Beizen die Geißeln bei Dunkelfeldbeleuchtung sichtbar zu machen: Mit der von Loeffler (16), van Ermengem (31) (1-proz. Tannin- + 1-proz. Osmiumsäurelösung zu gleichen Teilen), Peppler (32) (1-proz. Tannin- + 0,01-proz. Chromsäurelösung zu gleichen Teilen), Rossi (33) (1-proz. Tannin- + 0,1-proz. Karbolfuchsinlösung zu gleichen Teilen), Smith (34) (1-proz. Tannin- + 0,1-proz. Sublimatlösung), Gemelli (35) (1-proz. Tannin- + 0,05-proz. Kaliumpermanganatlösung) [1]).

Wie ersichtlich ist, müssen die Beizen für den vorliegenden Zweck in einer etwas anderen Zusammensetzung angewendet werden, als wie dieselbe von ihren Autoren angegeben wurde. Beim Beizen wurde so verfahren, daß je 1 Tropfen der beiden Bestandteile der Beizen auf dem Objektträger vermischt und in diese eine Spur von der Bakterienaufschwemmung im destillierten Wasser verteilt wurde.

Eine ausgiebigere Wirkung als irgendeine der oben angeführten Beizen besitzt die Zettnowsche Beize (36) (Tannin + Brechweinstein), die sich ja auch bei der Herstellung von Trockenpräparaten ausgezeichnet bewährt hat. In ihrer gewöhnlichen Zusammensetzung ist sie jedoch trüb und daher für den vorliegenden Zweck nicht verwendbar. Durch vermehrten Tanninzusatz kann man es aber nach Zettnows Angabe erreichen, daß sich das ausgeschiedene Antimontannat im Ueberschuß der Gerbsäure vollständig löst und die Beize ganz klar wird.

Zur Herstellung der klaren Zettnow-Beize verfährt man am besten folgendermaßen: Zu 50 ccm einer 5-proz. Tanninlösung, die auf 50—60° C erhitzt wurde, setzt man nach und nach in kleinen Mengen 5 ccm einer 2-proz. Brechweinsteinlösung. Es bildet sich anfangs beim Eingießen eine milchige Trübung und es entstehen einzelne weiße Flocken in der Flüssigkeit. Beim Umschütteln und weiteren Erhitzen wird die Flüssigkeit aber vollkommen klar und bleibt es auch dauernd nach dem Abkühlen.

Diese Beize eignet sich vorzüglich zur Darstellung der Geißeln bei Typhusbacillen, bei Proteus vulgaris, weniger gut bei Paratyphus und Bact. coli. Sie wird zweckmäßig in folgender Weise angewendet:

Man entnimmt mit einer kleinen Platinöse etwas Bakterienmaterial aus dem dichten weißlichen Satze, der sich im Kondenswasser einer 2—3 Tage alten Agarkultur gebildet hat, und verteilt dasselbe in einem Tropfen destillierten Wassers, so daß eine kaum merkliche milchige Trübung entsteht. Man hat dabei darauf zu achten, daß man möglichst wenig Kondenswasser, jedoch möglichst viel Bakterienmaterial in die Aufschwemmung bekommt. Auf den gut gereinigten Objektträger bringt man einen kleinen Tropfen der klaren Zettnow-Beize und überträgt in denselben eine Spur von der Bakterienaufschwemmung. Es darf dabei in der Beize keine mit freiem Auge sichtbare Trübung entstehen. Es tritt zwar eine schwache ultramikroskopische Auskörnung im Präparate ein, die aber in keiner Weise stört. Man kann die Bakterien auch direkt von der Oberfläche einer frischen Agarkultur entnehmen (nicht über 12 Stunden alt), doch hat es sich ergeben, daß im ersteren Falle die Geißeln viel weniger leicht abreißen.

Die klare Zettnow-Beize bleibt aber ganz ohne Wirkung auf die Geißeln von Spirillum volutans, von Sarcinen und Vibrionen. Unter Zuhilfenahme einer Natriumphosphatlösung kann man jedoch auch die Spirillengeißeln beizen.

Man verfährt zur Herstellung eines Beizpräparates zunächst genau so, wie dies eben für die Bacillen angegeben wurde, bringt aber auf das Deckglas noch einen kleinen Tropfen einer 5-proz. Dinatriumphosphatlösung und stülpt dieses dann mit dem Tropfen nach unten auf die Beizflüssigkeit am Objektträger, so daß die beiden Tropfen sich gleichmäßig mischen. Es tritt zwar eine stärkere Auskörnung ein, doch werden die Geißeln in ihrem vollen Ausmaße dargestellt.

Dieses Verfahren läßt sich auch mit Vorteil zur besseren Darstellung der Geißeln von Paratyphus und Bact. coli verwenden, es ist immerhin

1) Gemelli stellte seine Beize ohne Tannin her, nur mit $KMnO_4$, $CaCl_2$ und Neutralrot.

etwas umständlich, und gelingt nur dann gut, wenn man die Menge der verwendeten Reagentien genau abgestimmt hat.

Aber speziell bei Spirillum volutans braucht man erst gar nicht zu einem solch umständlichen Verfahren zu greifen. Hier wirkt schon Tanninlösung allein bei einer gewissen Konzentration als ziemlich ausgiebige Beize. In 2—0,2-proz. Tanninlösung werden die Geißeln dieser Bakterienart zur vollständigen Darstellung gebracht, sie erscheinen allerdings etwas zart und von Verdickungen oder Körnchen besetzt, ähnlich wie man dies in manchen anderen sauer reagierenden Beizlösungen beobachtet (Alaun, Chromsulfat usw.). Die Geißeln von Typhus werden von der Tanninlösung aber nur unvollständig gebeizt.

Um nun eine möglichst ausgiebige Beize von allgemeiner Anwendbarkeit zu finden, wurden weitere Versuche mit einer größeren Anzahl von Beizen und Farben unternommen.

Als Untersuchungsobjekt dienten Typhusbacillen und Spirillum volutans.

Die Bakterien wurden von der Oberfläche frischer Agarkulturen zunächst in destilliertem Wasser aufgeschwemmt und dann in die Beiz- bezw. Farblösung übertragen. Doch wurden die Versuche auch stets in der Weise durchgeführt, daß die Bakterien direkt von der Agaroberfläche in die zu untersuchende Lösung zur Verteilung kamen. Die Ergebnisse beider Versuchsreihen stimmten aber stets vollkommen überein.

Die in der Färberei verwendeten Beizen, z. B. Aluminium-, Chrom-, Eisen-, Kupfer-, Zinksalze, üben auf die Geißeln der Typhusbacillen mit Ausnahme von Chromalaun und Aluminiumsulfat, in deren Lösung eine schwache Darstellung der Geißeln erfolgt, keine Beizwirkung aus. Bei Spirillum volutans tritt in den Lösungen der Erd- und Schwermetalle, wenn dieselben sauer reagieren, zwar eine Darstellung der Geißeln ein, dieselbe ist aber meistens unvollkommen und erstreckt sich nicht auf alle Geißeln.

Die Geißeln, die also hauptsächlich nur unter Anwendung sauer reagierender Beizen und vor allem durch Tannin oder Tanninverbindungen gebeizt werden, zeigen in dieser Beziehung ein analoges Verhalten, wie die Baumwollfasern, welche Tannin äußerst begierig aufnehmen, für die basischen Farbstoffe aber nur geringe Anziehungskraft besitzen. Man konnte daher erwarten, daß die Geißeln auch von den direkten Baumwollfarbstoffen [1]), welche sich auf der Baumwollfaser ohne Anwendung von Beizen abscheiden, gefärbt werden würden.

Dies ist aber wenigstens bei den in Untersuchung gezogenen Farbstoffen nicht der Fall, und zwar bei Congorot, Brillant-Congo R, Benzo-Purpurin 4 B, Chrysamin-G.

Daß die basischen Farbstoffe aus der Gruppe der direkten Woll- und Seidenfarben [1]) die Geißeln nicht anfärben, konnte nicht wunder nehmen, da sie ja auch auf die Baumwollfasern nur ziehen, wenn diese vorher mit sauren Beizen (Gerbstoffen) behandelt wurden. Es wurden folgende Farbstoffe aus dieser Gruppe versucht: Fuchsin, Pyronin G, Neutralrot, Saffranin, Chrysoidin, Methylgrün, Malachitgrün, Methylenblau, Toluidinblau, Nilblau und Bismarckbraun.

1) Die Einteilung der Farbstoffe in:
1. Direkte Baumwollfarbstoffe,
2. direkte Woll- und Seidenfarbstoffe,
   a) basische,
   b) saure,
3. Beizenfarbstoffe, hält sich an diejenige, welche im Handbuch der Färberei von Knecht, Rawson und Löwenthal (38) durchgeführt ist.

Die Anwendung von Neutralrot, Methylenblau, Toluidinblau, Nilblau und Bismarckbraun bot deswegen Interesse, weil diese Farbstoffe in der Histologie zur Färbung intra vitam (39) verwendet werden.

Von sauren Farbstoffen (aus der Gruppe der direkten Woll- und Seidenfarbstoffe), welche die Baumwollfasern ebenfalls nicht anfärben, wurden ohne Erfolg versucht: Pikrinsäure, Ponceau R, Croceïn-Scharlach, Brillant-Croceïn, Eosin, Säuregrün, (Anthrachrysomsulfonsaures Na), Säuregelb (Tropäolin 00), Azosäuregelb (Azoflavin), Naphtolorange (Tropäolin 000 No. 1).

Bei den Beizenfarbstoffen, die nur nach Anwendung von Beizen wirken, war ein direktes Anfärben nicht zu erwarten, es wurden auch nur, und zwar mit negativem Ergebnisse, Säurealizarinblau (alizarinsulfonsaures Na) untersucht.

All diese Farbstoffe hatten nicht zu dem gewünschten Ergebnisse geführt. Nun waren früher einmal Versuche unternommen worden, im Anschluß an die von Koch (6) veröffentlichten ersten Beiz- und Färbeversuche an Bakteriengeißeln. Koch hatte Chromsäure als Beize und Blauholzextrakt zur Färbung verwendet. Versuche mit Zuhilfenahme dieser Färbemethode hatten ergeben, daß die Geißeln von Spirillum volutans durch eine 1-proz. Blauholzextraktlösung mit etwas Chromsäurezusatz mitunter sehr gut gebeizt werden. Besser bewährte sich noch eine Mischung von gleichen Teilen einer 1-proz. Blauholzextraktlösung und einer 0,01 konzentrierten Pikrinsäurelösung. Doch waren die Ergebnisse immer etwas unsicher. Verwendete man dagegen an Stelle des Blauholzextraktes den färbenden Bestandteil desselben, nämlich Hämatoxylin- oder Hämateïn in frisch bereiteter Lösung [1]), so erhielt man keinerlei Färbung der Geißeln.

Diese Versuche wurden jetzt wieder aufgenommen. Zunächst wurde eine gereifte Hämatoxylinlösung nach Weigert zur Anwendung gebracht. Dieselbe bewirkte bei Typhusbacillen tatsächlich eine ausgiebige Darstellung der Geißeln, bei Spirillum volutans blieb dagegen diese Wirkung aus. Es gelang aber auch hier, die Geißeln in vollkommener Weise zu färben, wenn man der Hämatoxylinlösung etwas Neutralrot zusetzte.

Es wurde dabei so verfahren, daß der auf den Objektträger gebrachte Tropfen der Hämatoxylinlösung mit der gleichen Menge einer schwachen blaßrot gefärbten Neutralrotlösung vermischt und in die Mischung einer Spur Bakterienmaterial von einer Aufschwemmung im destillierten Wasser übertragen wurde. Die Bakterien waren alle abgetötet, aber die Geißeln traten in vollem Ausmaße in Garben in Erscheinung.

Eine ähnlich bereitete Mischung, aber von 0,1 Proz. Blauholzextrakt — mit Neutralrotlösung — bewirkte bei Typhus noch eine teilweise Färbung der Geißeln, und trotzdem verblieben einzelne Bakterien noch kurze Zeit am Leben. Weitere Erfolge konnten aber in dieser Hinsicht nicht erzielt werden. Wie sich dies auch früher bei anderen Beizen gezeigt hatte, wurden die Bakterien in Lösungen, in denen die Geißeln zur Darstellung kamen, getötet. Lösungen von geringerer Konzentration, in welchen die Bakterien am Leben blieben, übten auf die Geißeln keine Beizwirkung mehr aus.

Es stellte sich dann später heraus, daß eine höherprozentige (fünfproz.) Lösung von Hämatoxylin, welches durch irgendeinen Oxydationsprozeß in Hämateïn übergeführt worden war, schon allein nicht nur die Geißeln von Spirillum volutans, sondern die-

1) Lösung von kristallisiertem Hämateïn.

jenigen aller untersuchten Bakterien vollkommen färbt, so daß sie somit als Geißelbeize bezw. Färbemittel von allgemeiner Anwendbarkeit bezeichnet werden kann.

Die Anfertigung einer geeigneten Farblösung wird am zweckmäßigsten in der folgenden Weise vollzogen:

Man stellt sich eine 5-proz. wässerige Hämatoxylinlösung her, löst jedoch die entsprechende Menge von Hämatoxylin (in kristallisierter Form), nicht in gewöhnlichem destillierten Wasser, sondern bringt sie direkt in 0,3-proz. Wasserstoffsuperoxydlösung. Das Hämatoxylin löst sich bei gewöhnlicher Temperatur nicht vollständig auf, wohl aber bei längerem Erhitzen. Man stellt die zunächst noch unvollständige Lösung daher aufs kochende Wasserbad und beläßt sie zwei Stunden darauf. Nach Ablauf dieser Zeit hat sich alles Hämatoxylin gelöst (man schüttelt in der Zwischenzeit die Farbflüssigkeit vorteilhaft öfter um), aber es hat sich auch gleichzeitig eine sehr ausgiebige Oxydation vollzogen. Die Lösung hat tief dunkelbraune Farbe angenommen. Die Ueberführung des Hämatoxylins in Hämateïn vollzieht sich bei weitem nicht so rasch, wenn man das Hämatoxylin einfach in destilliertem Wasser durch Erhitzen zur Lösung bringt. Sie dauert in diesem Falle monatelang und wird nie so vollständig. Man filtriert hierauf heiß. Nach dem Abkühlen ist die immerhin wohl zum größeren Teil Hämateïn enthaltende Lösung sofort gebrauchsfertig. Die Oxydation ist aber doch noch keine ganz vollständige, sie schreitet dauernd fort. Wird die Wirkung der Hämateïnlösung infolgedessen nach 1—2 monatelangem Stehen zu intensiv, d. h. werden die Geißeln zu dick gefärbt, so muß man die Lösung für den Gebrauch doppelt bis dreifach verdünnen.

Die so hergestellte 5-proz. Hämateïnlösung besitzt eine außerordentlich ausgiebige Färbekraft für den Bakterienkörper, wie auch für die Geißeln. Beide erscheinen bei Dunkelfeldbeleuchtung hellleuchtend und von einer dicken Farbkruste umhüllt. Betrachtet man so gefärbte Bakterien bei gewöhnlicher Beleuchtung, dann erscheint der Körper dunkelbraun gefärbt und die Geißeln treten in derselben Farbe oder nur grau gefärbt hervor.

Diese Farblösung ist, wie schon erwähnt, von ganz allgemeiner Anwendbarkeit, sie hat sich bei allen bis jetzt untersuchten Bakterien, auch bei den kleinsten Arten, bewährt. Bei der Anfertigung von Präparaten hat man die im folgenden Abschnitte aufgeführten Vorschriften zu beachten.

Die Vorzüge, welche die Anwendung der Hämateïnbeize gegenüber dem alten Verfahren der Geißelfärbung besitzt, sind: rasche Herstellung und dauernde Haltbarkeit der Farblösung, Einfachheit und Schnelligkeit des Färbeverfahrens.

Die Anwendung dieses Färbeverfahrens wird sich vor allem dann empfehlen, wenn es sich darum handelt, sich rasch von dem Vorhandensein von Geißeln zu überzeugen, die so fein sind, daß sie ungefärbt bei Dunkelfeldbeleuchtung nicht zur Wahrnehmung gelangen.

Dieselbe Wirkung wie das Hämateïn übt auch das diesem nahe verwandte und ähnlich konstituierte Brasileïn in konzentrierter Lösung aus. Die Lösung wird in genau derselben Weise wie bei Anfertigung der Hämateïnlösung, jedoch 10-proz., hergestellt. Man bringt die entsprechende Menge von Brasileïn in 0,3-proz. Wasserstoffsuperoxydlösung, erhitzt zwei Stunden lang auf dem Wasserbade und filtriert ab. Es bleibt ein ungelöster Rückstand zurück. Die Wirkung der 5-proz. Brasileïnlösung ist etwas weniger intensiv als diejenige der gleichprozentigen Hämateïnlösung, aber die konzentrierte Brasileïnlösung, die etwa 7—8-proz. sein dürfte, kommt der letzteren an Wirkung vollkommen gleich.

In beiden Farblösungen tritt eine starke Farbabscheidung an den Geißeln ein; die letzteren erscheinen sehr dick, stets aber etwas körnig, d. h. mit gleichmäßig verteilten Verdickungen.

Hämateïn und Brasileïn hat man als saure (phenolartige) Farbstoffe anzusehen. Daß dieselben ein so ausgezeichnetes Färbemittel für die Geißeln darstellen, steht mit dem von A. Pappenheim (24) für die histologische Färbung ganz allgemein ausgesprochenen Satze im Einklange, daß basische Farbstoffe vor allem die Kernsubstanzen, saure Farbstoffe das Plasma und die Plasmaprodukte färben. Und als Plasmaprodukte hat man die Geißeln doch zweifelsohne anzusehen. Dieses Ergebnis steht auch in Uebereinstimmung mit der im Abschnitt IV, 6 beschriebenen Erscheinung, daß die Säuren und die Salze starker Säuren und schwacher Basen, die in Lösung sauer reagieren, ein äußerst intensives Geißeldarstellungsvermögen besitzen.

Werden die Geißeln an Bakterien, die in flüssigen Medien aufgeschwemmt sind, durch Hämateïn oder Brasileïn ohne weiteres gefärbt, so ist dies merkwürdigerweise nicht der Fall bei den am Objektträger angetrockneten Bakterien. Für diese bleiben die beiden Farblösungen ganz ohne jede Einwirkung. Man erhält aber auch im letzteren Falle ein Anfärben der Geißeln, wenn man in folgender Weise verfährt: Die Bakterien werden zunächst in der zur Anfertigung von Geißelpräparaten üblichen Weise auf dem Deckglase angetrocknet und in der Flamme fixiert. Hierauf bringt man auf einen Objektträger einen kleinen Tropfen einer 10-proz. Hämateïnlösung (die in derselben Weise, wie oben angegeben, hergestellt wurde), stülpt das Deckglas mit der Bakterienschicht nach unten über diesen Tropfen, und erhitzt den Objektträger über der Flamme, bis die Farbflüssigkeit allmählich entweicht und sich einzelne Luftblasen zwischen Objektträger und Deckglas bilden[1]). Zur Betrachtung der Geißeln muß man aber wieder Hämateïnlösung zufließen lassen. Denn in Wasser oder in anderen hämateïnlösenden Flüssigkeiten geht die Färbung wieder zurück. Würde man andererseits das Deckglas trocknen lassen und es mit Kanadabalsam am Objektträger ankleben, so würde man zu viele Unreinigkeiten im Präparate erhalten.

2. Das Abreißen der Geißeln. Vorschriften zum Färben der Geißeln.

Beim Herstellen von Geißelfärbepräparaten hat man stets mit dem Umstande zu kämpfen, daß die Geißeln sich allzuleicht vom Bakterienkörper ablösen, und man dann an den Bakterien meist nur eine geringere Anzahl von Geißeln erhält, als es dem Zustande am lebenden Individuum entspricht. Ohne daß man eine Ursache dafür angeben kann, erhält man nebeneinander im Präparate Stellen, an denen die Geißeln wunderschön erhalten sind neben solchen, an denen die letzteren vollständig fehlen.

Verfolgt man bei Dunkelfeldbeleuchtung zunächst das Verhalten der Geißeln am lebenden Bakterienkörper, so kann man feststellen, daß die Geißeln äußerst fest am Körper haften. Auch starke Strömungen im Präparate, starkes Hin- und Herbewegen des Aufschwemmungstropfens etwa mit der Platinöse, bewirken kein Abreißen der Geißeln. Dies gilt vor allem von Bakterien von der Oberfläche junger (nicht über 24 Stunden alter) Agarkulturen oder von solchen, die in flüssigen Nährlösungen gezüchtet wurden. Aber auch in älteren Kulturen werden die Geißeln im allgemeinen nicht abgeworfen, wie zumeist angenommen wird, sondern sie verbleiben selbst an den toten Individuen in Verbindung mit dem Körper.

1) Doch dürfen die Gläser nur so stark erhitzt werden, daß man sie immer noch mit den Fingern anfassen kann, ohne sich zu verbrennen.

Bei den auf der Oberfläche fester Nährböden gewachsenen Bakterien ist aber der Zusammenhang der Geißeln mit dem Körper selbst in frischen Kulturen kein allzu inniger, und er wird naturgemäß noch viel loser, wenn die Bakterien, sei dies nun auf natürliche Weise, in älteren Kulturen oder durch künstliche Beeinflussung zum Absterben gebracht worden sind, er wird durch mechanische Einflüsse dann leicht vollständig aufgehoben.

Bei den in flüssigen Nährmedien gewachsenen Bakterien ist der Zusammenhang der Geißeln mit dem Körper durchweg ein viel festerer, und er hält auch bei den abgestorbenen Individuen in weitgehendem Maße an, so daß ihre Geißeln bezüglich des Abreißens gegen mechanische Beeinflussung ziemlich unempfindlich sind. Dieser Umstand ist wahrscheinlich dadurch zu erklären, daß die Geißeln in den Nährflüssigkeiten eben dauernd in Funktion sind, während sie auf den festen Nährflächen nicht richtig zur Betätigung gelangen können. Ein in rege Betätigung versetztes Organ wird sich aber an und für sich besser entwickeln, und demgemäß auch mit dem Körper, von dem es Nahrungsstoffe empfängt und den es in Bewegung erhält, in besserer Verbindung stehen.

Nun trifft man aber auch in flüssigen Kulturen stets abgerissene Geißeln an, diese sind aber fast immer von ganz enormer Länge mit 3—7 vollen Schraubenwindungen, und es ist anzunehmen, daß sie infolge von Verstrickungen mit anderen Bakterien oder mit den Geißeln derselben zum Abreißen gebracht worden sind. Diese Möglichkeit des Verhängens der Geißeln ist natürlich eine um so größere, je länger die Geißel ist, daher mag es auch kommen, daß vor allem die sehr langen Geißeln abreißen. Tatsächlich sieht man auch häufig derartige zu mehreren zusammenhängende, abgerissene Geißeln.

Was die mechanischen Einflüsse anbelangt, durch welche die Geißeln der von der Oberfläche fester Nährböden genommenen und abgetöteten Bakterien zum Abreißen gebracht werden, so hat sich erwiesen, daß diesbezüglich das Hin- und Herbewegtwerden in flüssigen Medien keine so große Rolle spielt. Man kann beobachten, daß die mit Hämateïn behandelten, frei im Präparate schwimmenden Bakterien die Geißeln zumeist im vollen Ausmaße besitzen. Die größte Möglichkeit zum Abreißen der Geißeln ist vielmehr dann gegeben, wenn die Bakterien zu Boden sinken und am Objektträger haften bleiben, während noch weitere Flüssigkeit über sie hinwegströmt. Dieser Vorgang stellt sich stets ein beim Antrocknen der auf den Objektträger gebrachten Flüssigkeitstropfen. Man kann ihn bei Dunkelfeldbeleuchtung sehr deutlich verfolgen, wenn man schwache Objektive (No. 3 oder 4), welche auch ohne Deckglas noch ganz gute Bilder geben, mit allerstärksten Okularen (Komp.-Ok. 18) zur Beobachtung verwendet. Man sieht dann ganz deutlich, wie die im Tropfen schwimmenden Bakterien am Rande allmählich zu Boden sinken und in dem Augenblicke, in welchem die Flüssigkeit vom Rande zurückweicht, was immer nur ruckweise erfolgt, die Geißeln, die noch nicht ganz am Objektträger aufliegen, durch den erwähnten Ruck weggerissen werden, während der Bakterienkörper, der schon fest am Objektträger anhaftet, zurückbleibt.

Sehr gut kann man die Wirkungen der Strömungen im Präparate auf folgende Weise verfolgen:

Ein Tropfen einer mit Osmiumsäure versetzten Spirillenaufschwemmung wird auf den Objektträger gebracht und mit einem Deckglase bedeckt. Ist die Flüssigkeit allmählich verdunstet, so daß nur eine ganze dünne Schicht übrig bleibt und die Spirillen am Objektträger aufzukleben beginnen, dann läßt man von einer Seite des Präparates

aus Hämateïnlösung zufließen. An dieser Seite erscheinen die Spirillen hernach völlig geißellos, und die Geißeln über den ganzen Untergrund verstreut, während auf der gegenüberliegenden Seite, an welcher die Wucht der anprallenden Flüssigkeit schon bedeutend geschwächt war, die Geißeln an den Bakterien größtenteils sehr schön erhalten sind.

Es erklärt sich jetzt auch, warum die von Zettnow angegebene Methode der Behandlung der Deckgläser zur Geißelfärbung die einzig richtige und zuverlässige ist.

Zettnow befreit bekanntlich die Deckgläser, auf denen er die zu färbenden Bakterien aufbringt, vorher durch längeres Erwärmen auf einem Metallblech vollständig vom Fett. Nach dem Wiedererkalten der Deckgläser trägt er die die Bakterien enthaltende Flüssigkeit mit Hilfe einer ganz kleinen Oese in schlangenförmigen Windungen auf das Deckglas auf. Es kommt so auf jede Stelle des letzteren nur eine ganz geringe Flüssigkeitsmenge, die sich auf dem fettfreien Glase sofort nach allen Richtungen ausbreitet und beinahe augenblicklich verdunstet. Strömungen werden auf diese Weise fast vollkommen vermieden und die Geißeln bleiben an den Bakterien vollständig erhalten.

Beim Färben der Geißeln direkt in der Flüssigkeit mit Hilfe der Hämateïnlösung hat man daher die oben erwähnten Umstände zu berücksichtigen und vor allem das Hinwegströmen der die Bakterien enthaltenden Flüssigkeit über den Objektträger oder zwischen Deckglas und Objektträger nach Tunlichkeit zu vermeiden. Man wird auch hier Objektträger und Deckglas möglichst fettfrei machen, und zwar am besten auf die einzig verläßliche Weise, daß man sie auf einem reinen Eisenbleche nach vorheriger gründlicher Reinigung mit Wasser und Alkohol, etwa $^1/_2$ Stunde lang erhitzt, auf jeden Fall aber so lange, bis ein Wassertropfen auf dem wiedererkalteten Glase vollkommen zerfließt. Man arbeitet ferner zweckmäßig mit möglichst kleinen Deckgläsern, z. B. mit kreisrunden, von 1 cm Durchmesser. Des weiteren hält man folgendes Verfahren ein:

Man verteilt mit Hilfe einer Platinöse einen kleinen Tropfen der Bakterienaufschwemmung auf den Objektträger derart, daß derselbe sich über dieselbe Oberfläche erstreckt, die das Deckglas zu bedecken vermag. Auf das letztere breitet man in derselben Weise einen Tropfen der 5-proz. Hämateïnlösung aus und stülpt es, Flüssigkeit nach unten, genau über dem Aufschwemmungstropfen.

Dieses Verfahren ist vor allem dann anzuwenden, wenn die Bakterien in der Aufschwemmung noch lebend waren. Sie werden dann erst in dem Augenblicke abgetötet, in welchem sie mit der Hämateinlösung in Berührung kommen. Es ist keine Gefahr vorhanden, daß sie dann noch viel herumbewegt werden, und man hat so die Gewähr dafür, daß man die Geißeln in dem Zustande festhält und zur Darstellung bringt, in dem sie sich am lebenden Individuum befunden haben.

Hat man dagegen die Bakterien schon vor der Färbung mit Hämateïn, etwa durch Behandlung mit Osmiumsäure abgetötet, so kann man das Verfahren vereinfachen. Man erhitzt dann bloß die Deckgläser bis zur Fettfreiheit, trägt auf denselben die Hämateïnlösung auf, so daß sie die ganze Oberfläche des Deckglases ausfüllt und verteilt darin eine kleine Menge von der Bakterienaufschwemmung mit Hilfe einer Platinöse, derart, daß man die letztere bloß an der Oberfläche des Tropfens herumbewegt, ohne das Deckglas zu berühren. Dann legt man das Deckglas, wieder Flüssigkeit nach unten, auf den Objektträger.

Aus dem Gesagten ergibt es sich, daß es behufs Färbung der Geißeln von in Flüssigkeiten aufgeschwemmten Bakterien am vorteilhaftesten wäre, direkt die in den Nährflüssigkeiten gewachsenen Individuen heranzuziehen. Dies läßt sich aber im allgemeinen nicht durchführen, da Hämateïn und Brasileïn mit den eiweißhaltigen Nährlösungen selbst schon starke Ausfällungen geben, durch welche die Beobachtung unmöglich gemacht wird. Ganz gut hat sich jedoch das folgende Verfahren erwiesen:

Man überimpft in das Kondenswasser von Agarnährböden viel Bakterienmaterial, so daß darin eine reichliche Bakterienentwickelung stattfindet, und nach 2—3 Tagen

die ganze Flüssigkeit stark getrübt erscheint. Von dem weißlichen Bakteriensatze überträgt man eine kleine Menge in einen großen Tropfen destillierten Wassers und verteilt dieselbe gleichmäßig in demselben, so daß eine schwachmilchige Trübung entsteht. Diese Aufschwemmung benutzt man dann zur Anfertigung des Färbepräparates, indem man eine kleine Menge davon in einen Tropfen der Hämateïnlösung auf dem Objektträger oder auf dem Deckglase bringt. Infolge der starken Verdünnung der Nährflüssigkeit treten im Präparate nur ganz geringe körnige Ausfällungen ein. Man kann aber auch derart verfahren, daß man 1—2 Tage alte Bouillonkulturen verwendet, und nach dem Verfahren von Zettnow die Flüssigkeit von dem Satze ab in ein Spitzglas gießt, in dem sich 2—3 ccm einer 4-proz. Formaldehydlösung (= 10 Proz. Formalin) befinden. Man läßt 1—2 Tage lang absetzen, gießt die trübe Flüssigkeit vom Bodensatze ab und schwemmt den letzteren mit 0,1-proz. Formaldehydlösung auf und läßt wieder absetzen. Dies wiederholt man eventuell noch einmal. Von dem Satze verwendet man dann eine Spur zur Anfertigung der Aufschwemmung im destillierten Wasser.

Naheliegend wäre es, die Bakterien in eiweißfreien Nährlösungen zu züchten, wie solche von Uschinsky (41), Fraenkel (42) und Maassen (43) angegeben worden sind. Doch enthalten dieselben stets Phosphate und Karbonate, welche das Hämateïn in nicht färbende Verbindungen überführen.

Was die sonstigen Veränderungen anbelangt, welche die Geißeln infolge der Präparation erleiden sollen, so sei diesbezüglich erwähnt, daß ein Auf- oder Verquellen der Geißeln niemals beobachtet werden konnte, weder in verdünnten Salzlösungen noch im destillierten Wasser. Es müßte denn sein, daß man die Körnchenbildung, die in sauren Lösungen an den Geißeln auftritt, und von der im vorhergehenden Abschnitte auf p. 20 die Rede war, als Aufquellung der Geißeln auffassen wollte.

Von der Oberfläche einer Agarkultur wurden Spirillen in destilliertem Wasser aufgeschwemmt, so daß die Flüssigkeit schwach getrübt erschien. Nach 24 Stunden waren alle Spirillen abgestorben und erschienen stets sehr schmal. Wurden die Spirillen in 2-proz. NaCl-Lösung gebracht, so zeigten die Geißeln ihre normale schraubige Form und ihre gewöhnliche Länge, bloß erschienen sie etwas dünner als sonst. Mit Hämateïn färbten sie sich schlechter an, als im frischen Zustande. Selbst die dicken Geißelzöpfe ließen stets eine körnige Struktur erkennen und sie verjüngten sich stets gegen die Spitze zu. Die freien Einzelgeißeln erschienen oft nur äußerst zart und aus lauter kleinen Bruchstücken zusammengesetzt.

Diese Erscheinungen sind aber zweifelsohne auf den Einfluß der etwas sauer reagierenden Farblösung zurückzuführen. Denn werden schon die Einzelgeißeln frischer Spirillen, wie es auf p. 21 u. 30 erwähnt wurde, stets mit einer körnigen Struktur dargestellt, so tritt dieselbe begreiflicherweise in noch viel stärkerem Maße hervor bei den durch den langen Aufenthalt in destilliertem Wasser doch etwas geschädigten Geißeln.

Ein Aufquellen oder Breiterwerden der Geißeln konnte aber, wie schon erwähnt, niemals beobachtet werden, die diesbezüglichen Erscheinungen, so wie sie von Migula (8, p. 100), Fischer (11, p. 96) beschrieben werden, müssen wohl auf die Beeinflussung der Geißeln beim Antrocknen und Fixieren und wahrscheinlich auch auf die Einwirkung der zur Färbung verwendeten Beize zurückgeführt werden.

VI. Die Bewegung der polarbegeißelten Bakterien mit Hilfe der Geißeln.

1. Geschichtliches.

Es ist noch gar nicht so lange her, daß die Ansichten über die Bedeutung der Geißeln bei den Bakterien weit auseinandergingen. Während ein Teil der Forscher die Geißeln als Bewegungsorgane ansah, denen dieselbe Rolle zukäme, wie den analogen Organen größerer einzelliger Organismen, wurden sie von einem anderen Teile für unnütze Anhängsel gehalten, die keinerlei Bedeutung besitzen sollten [so von van Thieghem (45), de Bary (46), Hueppe (47) und Kurth (48)].

Heute, da es mit Hilfe ausgezeichneter Beiz- und Färbemethoden möglich geworden ist, bei allen beweglichen Bakterienarten Geißeln nach-

zuweisen, dürften über die Natur der letzteren als Bewegungsorgane wohl keine Zweifel mehr bestehen. Jeglichen Zweifel zerstört aber die direkte Beobachtung der Geißeln in Bewegung befindlicher Bakterien, wie sie bei Dunkelfeldbeleuchtung möglich ist, wobei die Art ihrer Betätigung ganz deutlich in Erscheinung tritt. Es zeigt sich dann, daß niemals eine Bewegung des Körpers eintritt, wenn nicht gleichzeitig oder vielmehr knapp vorher eine solche der Geißeln stattgefunden hat, ferner, daß jegliche Betätigung der Geißeln eine entsprechende Reaktion auf den Bakterienkörper zur Folge hat.

2. Die Geißelbewegung größerer einzelliger Organismen.

Die Bewegungserscheinungen der polarbegeißelten Bakterien zeigen, wie dies vorauszusehen war, große Aehnlichkeiten mit denjenigen, die bei den größeren einzelligen polarbegeißelten Organismen beobachtet worden sind. Diese Bewegungsvorgänge sind bezüglich der Schwärmsporen der Pilze und Algen von Botanikern wie Nägeli (49), Pfeffer (50), Hofmeister (51), Migula (52), Klebs (53) u. a., bezüglich der Flagellaten und der Schleimpilze hauptsächlich von Zoologen, so von Bütschli (54), Plenge (55), Jennings (56), Délage und Hérouard (57), die Geißelbewegung im allgemeinen von Hertwig (58), Hensen (59) und Engelmann (60) beschrieben worden.

Eine sehr anschauliche Darstellung der Mechanik der Geißelbewegung bei den Flagellaten gibt Bütschli (54). Er betrachtet eine einpolig begeißelte Flagellate. Die Geißel befindet sich während der Bewegung am vorderen Ende des Körpers und besitzt die Gestalt einer Schraubenlinie (s. Fig. 6). Ist die Schraube rechts gewunden [nach der Bezeichnung der Physiker, das ist linksgängig im Sinne der Botaniker[1])], und rotiert sie rechts herum (von rückwärts gesehen) derart, daß sich jeder ihrer Punkte von links nach oben und über rechts nach unten bewegt, dann übt sie auf den Körper infolge des Widerstandes der Flüssigkeit ein Kraftmoment PA aus, welches sich in die beiden zueinander senkreckten Komponenten PB und PC zerlegen läßt. Die erstere bewirkt die Vorwärts-, die letztere die Drehbewegung des Flagellatenkörpers. Die schraubige Gestalt der Geißel wird durch Kontraktionen bedingt, die entweder an der Oberfläche der Geißel längs einer zur Geißelachse Parallelen gerade verlaufen, während die Geißel selbst schraubig tordiert ist, oder aber sich an der nicht tordierten Geißel auf einer Schraubenlinie fortpflanzen. In beiden Fällen nimmt also die Linie, längs welcher die Kontraktionen entlang-

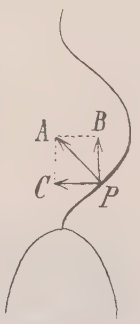


Fig. 6.

1) Es soll im folgenden für den Windungsinn von Schrauben nicht die Bezeichnungsweise der Botaniker in Anwendung gebracht werden, sondern die entgegengesetzte der Physiker und Zoologen, die sich mit derjenigen des allgemeinen Sprachgebrauches deckt, und die auch von dem Botaniker Nägeli in „Rechts und links“ (49, p. 53) als die zweckmäßigere anerkannt worden ist.

Befindet sich danach eine Schraube in horizontaler Lage und betrachtet man sie von rückwärts, so wird sie als rechtsgängig bezeichnet, wenn ein Punkt sich von links über oben nach rechts über unten und wieder nach links bewegen muß, um längs der Windungen entlang, sich vom Beobachter zu entfernen (= linksgängige Schraube der Botaniker). Muß sich dagegen der Punkt in umgekehrter Richtung, nämlich von unten nach rechts über oben nach links bewegen, dann ist die Schraube linksgängig. Ebenso soll der entsprechende Drehungssinn in der Weise, wie sich der Punkt bei der rechtsgängigen Schraube bewegt hat (im Sinne des Uhrzeigers von hinten gesehen), als Rechtsdrehung oder rechts herum der entgegengesetzte als Linksdrehung bezeichnet werden.

ziehen, die sogenannte Kontraktionslinie, und damit auch die Geißel selbst schraubenförmige Gestalt an. Die Kontraktionslinie ist veränderlich, d. h. sie ändert während der Bewegung fortwährend ihre Lage auf der Geißeloberfläche, sie wandert um dieselbe herum. Dadurch werden die einzelnen Punkte der Geißel fortwährend nach anderen Seiten hin ausbaucht, und man erhält den Eindruck, als rotiere die Geißelschraube um ihre Achse. Naturgemäß kommt auch die Wirkung der Geißel auf den Körper genau auf dasselbe hinaus, als wenn sie wirkliche Rotationen vollführen würde, und der Körper wird infolge der nach der oben angegebenen Weise auf ihn wirkenden Kraftkomponenten vorwärtsbewegt und in Drehung um seine Längsachse versetzt werden.

Délage und Hérouard (57) finden an dieser Darstellung einen Mangel: Rotiert die Geißel in einem bestimmten Sinne, so wird der Körper sich infolgedessen im entgegengesetzten Sinne um seine Längsachse drehen. Dies wäre aber nur möglich, wenn Körper und Geißel sich beliebig gegeneinander verdrehen könnten, wenn sie also durch eine Art Kugelgelenk miteinander verbunden wären. Nach der Organisation der Flagellaten ist dies aber unmöglich, also sei die Auffassung Bütschlis zu verwerfen. Die beiden Autoren unterziehen dann die Vorgänge bei der Geißelbewegung einer eingehenden mathematischen Behandlung und gelangen zu folgender Erklärung der Wirkung der Geißelbewegung auf den Körper: Die Geißel besitzt schraubenförmige Gestalt. Eine Vorwärtsbewegung des Körpers kann nur bei einer Drehung der Geißelschraube um ihre Achse bewirkt werden. Derart kann die Geißel sich aber, wie schon gesagt wurde, nicht drehen. Sie kann bloß Trichterbewegungen ausführen, d. h. Bewegungen, bei denen sie einen Trichter oder Kegelmantel umfährt (vorausgesetzt, daß der Körper am selben Orte verbleibt), dessen Spitze im Ansatzpunkte der Geißel am Körper gelegen ist. Dabei ändert sie fortwährend ihre Orientierung zur Achse des Trichters, sie wendet derselben in jedem Augenblicke eine andere Seite ihrer Oberfläche zu (s. Fig. 7). Die Trichterbewegung der Geißel bedingt keine Vorwärts-, sondern bloß eine Drehbewegung des Körpers. Da die Geißel mit dem Körper aber starr verbunden ist, muß sie dessen Drehbewegung mitmachen, sie dreht sich also um ihre Achse, und erst auf diese Weise kommt die Vorwärtsbewegung des Körpers zustande.

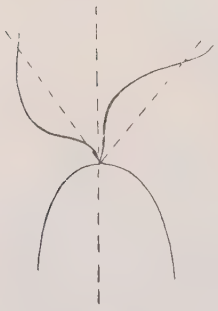


Fig. 7.

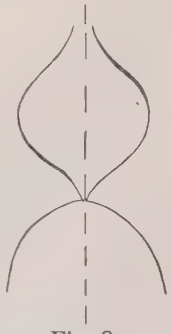


Fig. 8.

Diese Darstellung hat nichts Unnatürliches an sich, und es wäre durchaus denkbar, daß die Vorgänge sich in Wirklichkeit tatsächlich so abspielen würden. Immerhin erscheint sie doch etwas gezwungen, und bei den Bakterien spricht auf jeden Fall der Tatbestand gegen die Auffassungen der beiden französischen Forscher. Man kann bei den Bakterien nämlich jederzeit beobachten, daß die Geißeln Rotationskörper beschreiben, so daß die beiden äußersten Umrißlinien der Geißel stets symmetrisch zur Achse angeordnet erscheinen (s. Fig. 8), und dies ist vor allem auch dann der Fall, wenn der Körper durch Anstoßen an ein Hindernis an der Ausführung der Drehbewegung verhindert ist.

Die Notwendigkeit zu ihrer verhältnismäßig umständlichen Erklärung der Geißelbewegung scheint sich den französischen Forschern überhaupt auf Grund einer mißverstandenen Auffassung der Darlegungen Bütschlis ergeben zu haben. Denn Bütschli zieht den Umstand, daß ein gegenseitiges Verdrehen von Körper und Geißel nicht angängig ist, schon in Betracht, indem er annimmt, daß die Kontraktionslinie um die Geißel herumwandert. Mit dieser Annahme läßt sich aber alles erklären. Umläuft die Kontraktionslinie die Geißeloberfläche z. B. rechts herum, dann wird sich der Körper links herum drehen und wird die Geißel, die mit ihm in fester Verbindung steht, veranlassen, sich ebenfalls im selben Sinne um ihre Achse zu drehen. Diese Drehung braucht aber für die Gesamtwirkung von gar keinem besonderen Einfluß zu sein, denn es ist dann nur nötig, daß sich die Kontraktionslinie eben entsprechend rascher um die Geißel herumbewegt, sodaß dadurch ihre eben erwähnte entgegengesetzte Drehung mit dem Körper wieder ausgeglichen wird. Dann wird schließlich der gleiche Effekt erzielt werden, als wenn diese Drehung der Geißel gar nicht stattfinden würde.

3. Die Geißelbewegung polarbegeißelter Bakterien.

Es ist nun klar, daß diese Betrachtungen im gleichen Maße Gültigkeit sowohl für die Schwärmzellen der Pilze und Algen und für die Flagellaten als auch für die polarbegeißelten Bakterien besitzen müssen.

Technisches.

Um die Bewegungserscheinungen bei den Bakterien, die im folgenden beschrieben werden sollen, zu beobachten, ist es nicht vorteilhaft, die Organismen in einem der gewöhnlichen flüssigen Nährmedien, in denen die Geißeln deutlich zur Erscheinung kommen, wie in Bouillon oder im Agarkondenswasser, zu untersuchen. Denn die Bakterien bewegen sich in diesen Nährflüssigkeiten viel zu schnell, als daß man jede einzelne Phase der Körper- und Geißelbewegung zu unterscheiden vermöchte. Man muß die Bakterien vielmehr in zähflüssige Medien bringen, in denen sie ihre Bewegungen verlangsamen. Am besten hat sich zu diesem Zwecke Nährgelatine von 5-proz. Gelatinegehalt erwiesen. Dieselbe erstarrt allerdings bei Zimmertemperatur und muß zur jedesmaligen Verwendung verflüssigt werden. Will man dies vermeiden, so kann man auch Nährgelatine von 1-proz. Gelatinegehalt in Anwendung ziehen, die sich bei Zimmertemperatur flüssig erhält und infolgedessen allerdings eine etwas dünnflüssigere Konsistenz besitzt. Um die nötige Zähflüssigkeit zu geben, breitet man einen Tropfen davon auf den Objektträger aus und läßt 1—2 Minuten verstreichen, ehe man die Bakterien in denselben einträgt. Inzwischen ist die Flüssigkeit etwas erstarrt und eignet sich schon besser für den in Aussicht genommenen Zweck.

a) Bewegungserscheinungen bei den Vibrionen.

Die Vibrionen sind zumeist einpolig begeißelt und besitzen fast stets nur eine einzige Geißel an dem betreffenden Pole. Die Geißel ist stets vom Körper weggestreckt und fällt während der Bewegung ungefähr in seine Verlängerung. Der Geißelpol befindet sich bei der Bewegung bald vorne, bald rückwärts und dementsprechend geht die Geißel dem Körper bald voraus, bald folgt sie ihm nach. Die Geißel erscheint stets rechts gewunden. Auf Grund der obigen Annahme würde es sich somit ergeben, daß die Kontraktionslinie die stets rechtsgewundene Geißel bald rechts, bald links herum umläuft und daß die Geißel infolgedessen im ersten Falle den Körper nach sich zieht, während sie ihn im zweiten Falle nach vorwärts treibt. Der Körper dreht sich dabei infolge der Rechtsrotation der Geißel jederzeit links herum um seine Längsachse[1]). Sind die Vibrionen beidpolig begeißelt, dann erscheinen jeder-

1) Dies ist natürlich so zu verstehen, daß man den Körper dabei von hinten betrachtet, so daß er sich vom Beobachter entfernt. Es sei gleich bemerkt, daß in Zukunft

zeit beide Geißeln nach entgegengesetzten Seiten gerichtet, in Betätigung und sie unterstützen sich dabei gegenseitig in ihren Wirkungen auf den Körper.

b) Die Geißelbewegung der Spirillen.

Bei den Spirillen sind die Erscheinungen etwas andere. Diese Bakterien besitzen polare Geißelbüschel und sind teils ein-, teils beidpolig begeißelt. Bei der Bewegung ist stets nur eine verhältnismäßig dicke, zumeist vom hinteren Körperpol entspringende und stets nach rückwärts gerichtete Geißel zu sehen. Man hat es hier immer mit dem sogenannten Zopf zu tun, der durch Aneinanderhaften der Einzelgeißeln des Büschels entsteht. Die Wirkung des Zopfes ist dieselbe, als wenn nur eine einzige Geißel vorhanden wäre, und es wird daher in Zukunft auch bei den Spirillen nur der Fall der Einzelgeißel in Betracht gezogen werden.

Die Geißeln erscheinen jederzeit rechts gewunden. Auch hier geht bei der Bewegung bald der eine, bald der andere Körperpol voraus. Doch ist fast niemals zu beobachten, daß die Geißel dem Körper vorangeht, sie ist vielmehr stets nach rückwärts gerichtet, gleichgültig, ob sie vom vorderen oder vom hinteren Pole entspringt.

Betrachtet man ein einpolig begeißeltes Individuum und nimmt die nach rückwärts gerichtete Geißel ihren Ausgang z. B. vom rückwärtigen Pole, dann rotiert sie rechts herum und infolgedessen wird der Körper in Linksdrehung versetzt und vorwärts getrieben. Ist die Bewegung eine Zeitlang in dieser Weise von statten gegangen, so wird die Geißel plötzlich nach vorn geschnellt, worauf die Bewegung des Körpers sofort nach der entgegengesetzten Richtung umschlägt. Die Geißel, die knapp am Körper entlang verläuft, erscheint ebenfalls rechts gewunden und rotiert, von rückwärts gesehen, rechts herum, also in der entgegengesetzten Weise wie vorher (s. Fig. 9).

Fig. 9.

Sind die Spirillen beidpolig begeißelt, dann lösen sich die Geißeln in ihrer Betätigung gegenseitig ab, derart, daß stets nur die jeweils am rückwärtigen Pole stehende Geißel betätigt wird. Ist die Bewegung eine Zeitlang unter der Einwirkung der rückwärtigen Geißel von statten gegangen, dann wird plötzlich die vordere Geißel hervorgeschnellt und in Betätigung gesetzt. Der Körper bewegt sich hierauf nach der entgegengesetzten Richtung. Dabei wird die vorher in Bewegung befindliche Geißel, die jetzt völlig in Ruhe verharrt, um den Körper entsprechend der Linksdrehung desselben in linksgängigen Schraubenwindungen aufgewickelt (s. Fig. 10).

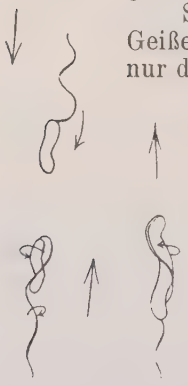


Fig. 10.

Ergeben sich somit bei der Bewegung der Spirillen Verhältnisse, die von denjenigen bei den Vibrionen etwas abweichen, so kann man die ersteren doch auf die letzteren zurückführen. Dies lehrt die Beobachtung von Spirillen, die in zähflüssiger Nährgelatine aufgeschwemmt sind, in der sie sich nur langsam bewegen: Hat bei einem einpolig begeißelten Individuum die Bewegung zunächst in der normalen Weise,

---

immer die Bezeichnung für den Rotationssinn derart gelten soll, wenigstens wenn nicht ausdrücklich das Gegenteil bemerkt ist, daß die in Bewegung befindlichen Bakterien dabei von hinten betrachtet werden.

Geißel nach hinten und rechts rotierend stattgefunden, dann fängt die Geißel plötzlich an, links zu rotieren und sich weit auszubauchen. Der Körper wird dabei fast gar nicht oder nur sehr wenig nach der entgegengesetzten Richtung wie vorher (in der Richtung der jetzt vorausgehenden ausgestreckten Geißel) bewegt, indes er lebhafte Rotationen vollführt. Doch dauert dieser Zustand nicht lange an, wahrscheinlich weil die Geißel in diesem Falle zu wenig steif ist, um nach vorne ausgestreckt dem Körper bei der Bewegung vorauszugehen. Sie baucht sich immer mehr aus und wird schließlich um den Körper nach rückwärts geschlungen, worauf die Vorwärtsbewegung wieder in der vorher geschilderten Art von statten geht.

Bei den Vibrionen, wie bei den Spirillen ist der Körper in Form einer linksgängigen Schraube gewunden. Daraus ergibt sich, daß infolge seiner Linksrotation, ähnlich, wie dies auch bei manchen Flagellaten der Fall ist (54), durch seine Gestalt selbst noch ein die Vorwärtsbewegung förderndes Moment gegeben ist.

c) Die Geißelbewegung der Pseudomonaden.

Bei der in Untersuchung gezogenen Pseudomonas-Art, nämlich Ps. cyncyanea, liegen jene Verhältnisse bei der Geißelbewegung, bezüglich deren sich zwischen den Spirillen und Vibrionen gewisse Unterschiede ergeben haben, etwa in der Mitte zwischen denjenigen bei diesen beiden Arten, entsprechend dem Umstande, daß die Pseudomonaden auch in ihrer Körpergröße zwischen die beiden Schraubenbakterienarten zu stehen kommen. Die Geißeln der Pseudomonaden gehen mitunter dem Körper bei der Vorwärtsbewegung voran, so wie dies bei den Vibrionen häufig der Fall ist, doch kommt es auch, vielleicht ebenso oft, vor, daß sie um den Körper nach rückwärts geschlungen werden, wie dies bei den Spirillen zu beobachten ist. Wahrscheinlich dürfte hier die Steifheit der Geißeln ungefähr in die Mitte zwischen diejenige der Geißeln der beiden Schraubenbakterienarten fallen. Die Geißeln sind auch bei den Pseudomonaden in rechtsgängige Schraubenform gewunden und der Körper wird links herum rotiert. Da es sich aber um Stäbchenbakterien handelt, so fällt hier das bei den Schraubenbakterien durch die Körperrotation für die Vorwärtsbewegung noch in Betracht kommende Moment fort.

d) Entstehung der Schraubengestalt der Geißeln.

Was zunächst die Gestalt der Geißeln und ihre Abhängigkeit von der Kontraktionslinie anbelangt, so müssen den diesbezügligen Erklärungen Bütschlis einige Ergänzungen hinzugefügt werden. Man braucht nämlich gar nicht anzunehmen, daß von allem Anfange an gleich eine Kontraktionslinie vorhanden ist, die sich über die ganze Länge der Geißel hin erstreckt und die ihre Lage auf der Geißeloberfläche fortwährend verändert.

Es genügt, wenn man annimmt, daß zunächst an einem Ende der Geißel eine Kontraktion einsetzt, die einerseits auf der betreffenden Querzone der Geißel ihren Fortgang nimmt, andererseits sich von hier aus jeweils auf zur Geißelachse parallelen Längslinien bis zum anderen Ende der Geißel fortpflanzt. Auf diese Weise werden allmählich alle Stellen der Geißeln in Kontraktion versetzt. Da dies aber nur nach und nach geschieht, und die zuerst in Kontraktion versetzte Querzone an dem Geißelende immer der angrenzenden Querzone, und diese wieder der folgenden usw. in der Kontraktionsphase etwas voraus sein wird, so muß die Geißel die Gestalt einer Schraubenlinie annehmen. Die Anzahl der Schraubenwindungen wird dabei von der absoluten Länge

der Geißel, sowie von dem Verhältnisse der Geschwindigkeiten abhängen, mit welchen sich die Kontraktionen nach den beiden senkrechten Richtungen fortpflanzen. Die Schraube wird rechts oder links gewunden sein, je nachdem, ob die Kontraktionen von dem einen oder dem anderen Ende der Geißel beginnen und je nach dem Sinne, in welchem sie die Querzonen umlaufen. Denkt man sich z. B. die Geißel vertikal gestellt, und verlaufen die Kontraktionen aufsteigend, und von vorne nach links über hinten nach rechts, dann wird die Geißel in der Art einer rechtsgängigen Schraube gewunden werden, ebenso wenn die Kontraktionen absteigend, jedoch von vorne nach rechts, hinten links verlaufen. In den umgekehrten Fällen werden linksgängige Schrauben entstehen. Hat die Geißel so einmal schraubenförmige Gestalt erhalten und setzen die Kontraktionen ihren Umlauf weiter fort, dann kommt die Erscheinung darauf hinaus, daß an und für sich eine schraubige Kontraktionslinie vorhanden gewesen sei, die ihre Lage an der Geißeloberfläche ständig verändert.

Es erscheint jedoch nicht vorteilhaft anzunehmen, daß eine bestimmte Kontraktionslinie ein für allemal vorhanden ist, deren Ausmaße denjenigen der Geißel zugeordnet sind. Die verschiedenen Gestaltsänderungen, die man z. B. an den Geißeln der Spirillen wahrnehmen kann, lassen vielmehr darauf schließen, daß das Gegenteil der Fall ist und die Kontraktionslinie ihre Gestalt unabhängig von der Geißel verändern kann. Man kann nämlich bei den Spirillen oft beobachten, daß die Geißel an einem und demselben Individuum, je nach der Schnelligkeit der Bewegungen, bald mehr, bald weniger Schraubengänge aufweist. Diese Erscheinung läßt sich mit Hilfe der obigen Erwägungen leicht erklären. Man müßte dann bloß annehmen, daß die Kontraktionen sich im ersten Fall rascher auf Quer- als auf Längslinien fortpflanzen würden, während sich im zweiten Fall der umgekehrte Vorgang vollziehen würde. Es würden mit dieser Annahme auch die Beobachtungen in Einklang zu bringen sein, daß die Kontraktionen bei zur Ruhe gekommenen, am Objektträger ausgeschiedenen Spirillen, die nur stoßweise und langsam die Geißel entlang ziehen, vom Ansatzpunkte der letzteren am Körper aus gegen die Spitze zu ihren Fortgang nehmen.

Auf Grund der soeben gemachten Annahme läßt sich nunmehr ganz allgemein der Satz aussprechen, daß bei polarbegeißelten Bakterien die Kontraktionen bald von der Basis, bald von der Spitze der Geißel beginnen. Die letztere nimmt dabei stets rechtsgängige Schraubenform an, da die Kontraktionen die Geißeloberfläche im zweiten Falle im entgegengesetzten Sinne umwandern wie im ersten. Bei den Bacillen aber konnte stets nur der erste Fall beobachtet werden.

e) Abhängigkeit der Geißelgestalt von der Schnelligkeit der Kontraktionen.

Was nun die mehr oder weniger starke Ausbauchung der Geißel anbelangt, so ist dieselbe wohl aus der verschieden großen absoluten Geschwindigkeit zu erklären, mit der sich die Kontraktionen nach den beiden Richtungen hin fortpflanzen. Es kann wohl angenommen werden, daß die Stärke der Kontraktion oder die Kräfte, durch welche dieselben hervorgerufen werden, an allen Punkten der Geißeln die gleichen sind. Pflanzt sich die Kontraktionslinie dann sehr rasch fort, ändert also die Kontraktionskraft sehr rasch ihre Richtung, dann vermag die Kontraktion an einer einzelnen Stelle und nach einer gewissen Richtung hin die Geißel gar nicht weit auszubiegen, da diese im nächsten Augenblicke

schon wieder der Kontraktion nach einer anderen Richtung hin Folge leisten muß, und ferner die auf der Längslinie benachbarten Teile, bei denen die Kontraktionen eben in derselben Richtung wie zuvor an der betrachteten Stelle einsetzen, eine rückziehende Wirkung ausüben werden.

Am besten läßt sich dies an der Hand der Figur 11 erläutern. In der Figur 11 ist das Fortschreiten der Kontraktionen längs einer zunächst gerade gestreckten Geißel von einem mittleren Punkte *A* aus gegen das freie Ende *E* der Geißel perspektivisch dargestellt. Die kleinen Kreise rechts von den Hauptfiguren sollen die Querschnitte der Geißeln an denjenigen Punkten darstellen, in deren Höhe sie sich befinden. Sie seien von oben betrachtet, d. h. von einem Punkt oberhalb von *E*. Die Pfeile am Umfange eines jeden Kreises geben den Umwanderungssinn der Kontraktionen an, die Spitzen der Pfeile, die Stellen, bis zu welchen die letzteren in dem dargestellten Augenblicke vorgeschritten sind. Die senkrecht zum Umfange gezeichneten Pfeile deuten die Richtung an, nach welchen die Geißel an den betreffenden Stellen infolge der dort einsetzenden Kontraktionen ausgebogen wird.

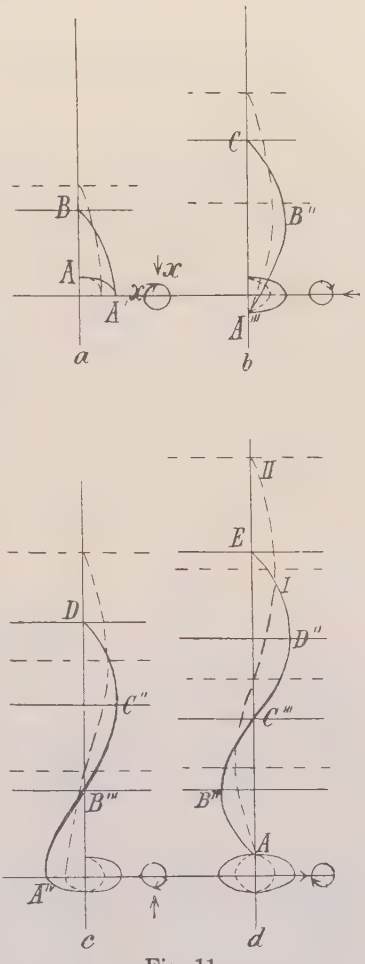


Fig. 11.

Ist also in Figur 11a die Kontraktion in der Längsrichtung der Geißel so weit vorgeschritten, daß sie eben im Punkte *B* einsetzt, dann hat sie am Geißelumfang bei *A* die Strecke *X X'* umwandert, der Geißelpunkt *A* selbst ist dabei längs eines Kreisbogens nach *A'* gelangt. In den Figuren b, c, d ist dann der weitere Verlauf der Bewegungen immer je um eine Viertelphase weiter vorgerückt, dargestellt. In einem Falle I, bei welchem die Kontraktionen verhältnismäßig langsam vorschreiten, nimmt die Geißel die Form der voll ausgezogenen, weit ausgebauchten Schraubenlinie an. Pflanzen sich dagegen die Kontraktionen rascher fort, etwa wie im Falle II doppelt so rasch, wie vorher, dann wird in dem Augenblicke, in welchem das erste Phasenviertel erreicht ist (Fig 11a), die Stelle bei *A* nur halb so stark ausgebaucht sein, da sie dem Kontraktionsimpulse nach einer bestimmten Richtung nur halb so lange Folge leisten konnte. Die Geißel wird mithin die strichlierte steiler gewundene und weniger stark ausgebauchte Schraubenform annehmen.

Hieraus ergibt sich ohne weiteres die gewünschte Erklärung: Arbeitet die Geißel rascher, d. h. pflanzen sich die Kontraktionen schneller fort, dann erhält die Geißel eine flachere, länger gestreckte Form, gleich-

zeitig wird aber der Körper infolge der gesteigerten Geißeltätigkeit in raschere Bewegung versetzt werden.

Dieses Ergebnis stimmt vollkommen mit dem überein, was die Beobachtungen lehren. Denn wie erwähnt, erscheinen in ein und demselben Medium bei rascher Bewegung der Bakterien die Geißeln stets viel flacher und weniger ausgebaucht, als bei langsamer Bewegung. Ebenso beobachtet man, daß die Geißel in zähflüssigen Medien äußerst flachgestreckt wird, obwohl der Körper in diesem Falle infolge des großen Widerstandes, den er bei der Bewegung erfährt, nur verhältnismäßig langsam vorwärts kommt. Aber die Kontraktionen durch die Geißeln pflanzen sich jedenfalls sehr rasch fort, was der intensiven Tätigkeit der Geißeln entspricht.

Aehnliche Verhältnisse zeigen sich auch bei den Vibrionen und allen anderen Bakterienarten.

f) Das seitliche Abweichen des Körpers von der Bahn der Vorwärtsbewegungen (die Trichterbewegung).

Es wurde schon im vorhergehenden bemerkt, daß die Vorwärtsbewegung der polarbegeißelten Bakterien im allgemeinen mit Drehbewegung um die Längsachse des Körpers verbunden ist. Diese Bewegung möge in Hinkunft als Achsendrehung des Körpers bezeichnet werden. Dabei kommt es aber zumeist vor, daß die Körperachse nicht in der Bahn der Vorwärtsbewegung verbleibt, sondern daß sie seitlich davon etwas abweicht. Die beiden Körperpole beschreiben im allgemeinen Kreise, und der Körper umfährt einen Doppelkegel, dessen Spitze ungefähr in der Körpermitte gelegen ist (d. h. wenn man annimmt, daß der Körper am selben Ort verbleiben würde). Bei der Vorwärtsbewegung beschreiben die Körperpole Schraubenlinien, der Körper selbst umfährt Schraubenflächen. Diese Art der Seitenabweichung des Körpers, die man als „Trichterbewegung“ bezeichnen kann, kommt wohl bei allen einzelligen Organismen vor, die sich mit Hilfe von Geißeln vorwärtsbewegen.

Nägeli (49) tut derselben bei der Beschreibung der Bewegung von Bakterien und von Schwärmzellen der Algen und Pilze in der folgenden Weise Erwähnung: Die Drehung der Schwärmzellen geht vor sich 1) um die eigene (Längs-)Achse, 2) um eine ideale Achse (die Bahn, in der sie sich vorwärts bewegen), wobei die wirkliche Körperachse der idealen parallel läuft, 3) ebenfalls um die Bahn als ideale Achse, das vordere Ende der wirklichen Achse ist aber weiter von der idealen Achse entfernt, als das hintere Ende, dessen Abstand möglicherweise gleich Null ist.

Genau dieselben Erscheinungen beobachtet man bei den Spirillen sowie überhaupt bei den polarbegeißelten Bakterien. Es kommt bei diesen noch der Fall 3b hinzu, daß das hintere Ende der wirklichen Achse weiter von der idealen Achse entfernt ist, als das vordere und der Uebergang von dem einen der beiden zuletzt erwähnten Fälle zum anderen, nämlich 3c, daß beide Enden der wirklichen Achse gleichweit von der idealen Achse entfernt sind.

Nägeli bemerkt dann weiter, daß in den Fällen 2 und 3, in welchen die Körperenden Schraubenlinien beschreiben, einem Umlaufe um die Schraube, stets eine Drehung des Körpers um die Achse entspricht, sodaß die nämliche Zellenseite stets nach außen gekehrt ist. Auch dies trifft bei den polarbegeißelten Bakterien zu.

Man könnte diese Vorgänge vielleicht zweckmäßig auch in der folgenden Form beschreiben: Bei den polarbegeißelten Bakterien findet bei

der Vorwärtsbewegung stets Drehung des Körpers um seine Längsachse statt. Dabei kann die Längsachse

1. in der Bahn der Vorwärtsbewegung verbleiben;
2. um die Bahn als Achse rotieren, so daß sie dieser stets parallel bleibt;
3. ebenfalls um die Bahn als Achse rotieren, sie bleibt derselben jedoch nicht parallel:
   a) das vordere Ende der Längsachse weicht mehr von der Bahn ab als das hintere,
   b) das hintere Ende weicht mehr ab als das vordere,
   c) beide Enden bleiben gleich weit von der Bahn entfernt.

Nägeli knüpft dann an seine Beobachtungen die Betrachtung, es sei ihm nicht im geringsten zweifelhaft, daß die Schwärmzellen bei vollkommen regelmäßiger Körperform, bei symmetrischer Verteilung der Masse und bei Homogenität des Mediums in einer geraden Linie dahinschwimmen würden, und daß alle die Abweichungen sowohl rücksichtlich der Achsendrehung als der Fortbewegungsbahn davon herrühren, daß die Körper der Schwärmzellen nicht symmetrisch gebaut sind, ihre Schwerpunkte nicht im Zentrum liegen, und daß sie in dem Medium, in dem sie sich befinden, nicht ringsum gleichmäßige Reibungswiderstände erfahren. Dieser Anschauung schließt sich Bütschli vollkommen an, und er unterstützt dieselbe noch durch die Bemerkung, daß zahlreiche Flagellaten asymmetrischen Körperbau aufweisen, durch welchen die Abweichung des Körpers von der Bahn der Vorwärtsbewegung erklärlich erscheint.

Es ist nicht anzuzweifeln, daß diese Umstände alle einen gewissen Einfluß auf die Art der Bewegung der Schwärmzellen haben werden, doch können sie beim Zustandekommen der Trichterbewegung des Körpers nicht allein ausschlaggebend sein. Die Inhomogenitäten des Mediums kommen wohl kaum dafür in Betracht. Da dieselben ganz ungleich verteilt sein würden, könnten sie zum mindesten keine gleichmäßigen Abweichungen des Körpers hervorrufen. Die Spirillen wie überhaupt die Bakterien erscheinen durchweg symmetrisch gebaut, und das Abweichen von der Bahn findet bei Individuen, deren Inneres eine vollkommen gleichmäßige Verteilung der Körner und Kugeln aufweist, genau in derselben Weise statt, wie bei solchen mit ungleichmäßiger Verteilung. Und vor allem kann man beobachten, daß ein und dasselbe Individuum bald stärkere, bald schwächere Schwankungen vollführt, je nach der Schnelligkeit, mit der es sich vorwärtsbewegt.

Die Trichterbewegung ist also sicher nicht auf derartige mehr oder weniger zufällige Umstände, wie sie oben erwähnt wurden, zurückzuführen, sie ist vielmehr durchaus in der Art der Geißelbewegung begründet, und sie wird dabei fast stets mehr oder weniger stark in Erscheinung treten. Ihre Ursache scheint aber allgemein, so auch von Bütschli und Nägeli, verkannt worden zu sein.

Um auf diese Ursachen näher eingehen zu können, muß nochmals die Einwirkung einer rotierenden, schraubenförmig gewundenen Geißel auf den Körper in Untersuchung gezogen werden. Wie schon erwähnt, hat Bütschli diese Einwirkung in der Weise dargestellt, daß durch den Widerstand, den die Geißel bei ihrer Bewegung in der Flüssigkeit erfährt, ein auf sie rückwirkendes Kraftmoment PA (Fig. 6, p. 35) hervorgerufen wird, welches sich in zwei Komponenten zerlegen läßt, von denen die eine in die Körperachse fallende PB die Vorwärts-, die andere dazu

senkrechte PC die Drehbewegung des Körpers um seine Längsachse bewirkt. Nun wird die Komponente PC, da sie ihre Richtung fortwährend in rascher Aufeinanderfolge ändert, ja tatsächlich die Achsendrehung des Körpers zuwege bringen. Sie wird gleichzeitig aber auch eine Drehung um eine zur Längsachse senkrechte Achse hervorrufen, die ein Abweichen des Körpers von der Bahn der Vorwärtsbewegung bedingen wird. Mit einem Worte, die zur Längsachse senkrecht wirkende Kraftkomponente, die in Zukunft als Querkomponente bezeichnet werden möge, ist auch die Ursache der Trichterbewegung.

Eine an einem freibeweglichen Körper wirkende Kraft wird nämlich im allgemeinen keine Drehung hervorbringen. Dazu ist ein Kräftepaar nötig. Kräftepaare entstehen bei der Rotation der Geißel zunächst durch die Querkomponenten, die an je 2 um eine halbe Schraubenganghöhe voneinander abstehenden Geißelpunkten einsetzen, da man wohl annehmen kann, daß die an verschiedenen Geißelpunkten wirkenden Querkomponenten untereinander gleich sind, ferner, daß ihre Angriffspunkte untereinander (nämlich durch die Geißel) in starrer Verbindung stehen.

Fig. 12.

Ein solches Kräftepaar ist in Fig. 12 perspektivisch dargestellt. Es läßt sich in zwei senkrechte Komponentendrehpaare zerlegen. Um diese Zerlegung leicht bewerkstelligen und die Wirkung der Drehpaare sich leicht vergegenwärtigen zu können, zieht man am besten die Achsen der Drehpaare zu Hülfe. Als „Achse eines Drehpaares“ wird eine zur Ebene desselben senkrechte Gerade bezeichnet, die von dieser Ebene aus nach jener Seite verläuft, von der aus gesehen die vom Drehpaar hervorgerufene Drehung im Uhrzeigersinne erfolgt, und deren Länge gleich ist dem Momente des Drehpaares. Die Achse *a b* des in der Figur gezeichneten Drehpaares läßt sich in die beiden Komponenten *a c* und *a d* zerlegen, von denen die eine mit der Längsachse des Körpers zusammenfällt und in die Richtung gegen das geißellose Körperende zu verläuft, während die andere senkrecht dazu gerichtet ist. Für je zwei weitere Punkte der Geißel, die in derselben Weise voneinander abstehen, läßt sich genau dieselbe Konstruktion durchführen. Nun kann man ein Kräftepaar sowohl in eine beliebige parallele Ebene verlegen, als auch in derselben Ebene beliebig verschieben und drehen. Alle Drehpaarkomponenten lassen sich somit derart in den Körper verlegen (da man die Geißel mit dem Körper als starr verbunden ansehen kann), daß die Mittelpunkte ihrer Arme mit der Körpermitte zusammenfallen. Die Drehpaarkomponenten, deren Achsen mit der Längsachse des Körpers zusammenfallen, summieren sich einfach und bewirken die Achsendrehung des Körpers. In dem in der Figur 12 dargestellten Falle wird der Körper so gedreht werden, daß die Drehung von der Geißelseite aus gesehen, entgegengesetzt dem Uhrzeiger (nach links herum) erfolgt. Die Achsen der anderen Drehpaarkomponenten schließen jeweils einen kleinen Winkel miteinander ein. Sie lassen sich alle zu einer Resultierenden zusammensetzen.

Besitzt die Geißel gerade eine volle Schraubenwindung, dann schließen die Achsen der beiden äußersten Drehpaare einen Winkel von 180° miteinander ein. Die Achse des resultierenden Kräftepaares wird also senkrecht zu diesen beiden Achsen stehen, und die einzelnen Kom-

ponenten werden einen verschieden großen Beitrag zur Resultierenden liefern, je nach dem Winkel, welchen ihre Achse mit der resultierenden Achse einschließt. Ist die Achse des resultierenden Drehpaares $m\,n$ wie in der Figur 12 gerade horizontal und nach rechts gerichtet, dann wird der Körper um diese Achse im Uhrzeigersinne von der Achsenseite aus gesehen gedreht werden, also derart, daß sein hinteres Ende h sich nach oben, das vordere v nach unten bewegt. Diese Drehung wird aber nicht lange in derselben Ebene vor sich gehen. Infolge der Rotation der Geißel wird auch die Achse des resultierenden Kräftepaares im selben Sinne wie die Geißel in Rotation versetzt werden, und zwar um so rascher, je schneller die Geißeldrehung erfolgt. Die Querdrehung des Körpers wird also in jedem Augenblicke sich in einer anderen Ebene vollziehen.

Erfolgt die Rotation der Geißel, von der Geißelseite aus gesehen, im Uhrzeigersinne oder rechts herum, dann wird nach Ablauf einer Vierlelphase die Achse des resultierenden Drehpaares ebenfalls rechts herum um 90^0 gedreht worden sein, also vertikal nach abwärts stehen. Das vordere Körperende wird dann, von oben gesehen, nach links, das hintere nach rechts bewegt werden. Nach einer weiteren Vierteldrehung, wenn die Achse wieder horizontal, aber nach links gerichtet ist, wird das hintere Körperende gesenkt, das vordere gehoben werden usw.

Es erhellt also, daß jedes Körperende einen Kreis rechts herum, die Körperhälften selbst je einen Kegel beschreiben werden, deren Spitzen in der Körpermitte zusammenstoßen (falls der Körper an derselben Stelle verharrt). Bewegt sich der Körper vom Orte, dann beschreiben seine Pole Schraubenlinien, er selbst umfährt Schraubenflächen, und zwar stets in demselben Sinne, in welchem die Geißelrotation erfolgt.

Besitzt die Geißel aber keine volle Anzahl von Schraubenwindungen, etwa nur eine ungerade Anzahl halber Schraubengänge, dann wird stets eine gewisse Anzahl von Punkten an der Geißel übrig bleiben, zu deren zur Schraubenachse senkrechten (Quer-)Komponenten keine gleichen und entgegengesetzt gerichteten Kräfte vorhanden sind, mit denen sie Kräftepaare bilden könnten.

Aber durch eine Hilfskonstruktion lassen sich auch für diese Kräfte Drehpaare zusammenstellen. Betrachtet man die an einem gewissen Geißelpunkte A in Fig. 13 schräg nach aufwärts gerichtete Kraftkomponente AB, so kann man, wie schon erwähnt, ihren Angriffspunkt A als mit dem Körper in starrer Verbindung stehend ansehen. Im Mittelpunkte des Körpers kann man dann zwei Kräfte annehmen, die beide parallel und gleich groß, mit der Kraft AB aber nach entgegengesetzten Seiten gerichtet sind, so daß ihre gegenseitige Wirkung auf den Körper gleich Null ist. Die eine dieser Kräfte OM, die nach der entgegengesetzten Richtung wie AB wirkt, kann man mit dieser letzteren zu einem Kräftepaare zusammensetzen. Die Achse desselben wird in dem dargestellten Falle schräg nach abwärts und gegen das geißellose Körperende zu gestellt sein. Diese Achse bzw. das ganze Drehpaar läßt sich wieder in zwei Komponenten zerlegen, von denen die eine GH in die Längsachse des Körpers fällt, die andere GJ senkrecht dazu steht.

Dieselbe Konstruktion läßt sich für sämtliche alleinstehende Querkomponenten durchführen (für welche keine Gegenkräfte an Geißelpunkten zur Bildung von Kräftepaaren zu finden sind). Die Kräftepaare kann man wieder wie vorher derart in den Körper verlegen, daß ihre Achsen von der Körpermitte ausgehen, und zu Resultierenden zusammensetzen. In diesem Falle werden aber, nicht wie dies bei der vorhergehenden Betrachtung in Erscheinung trat, alle Kräftepaare gleich

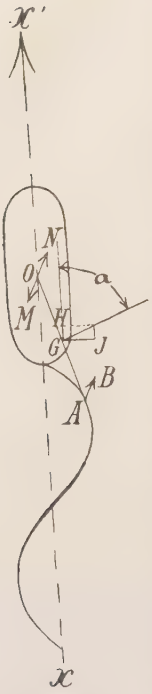


Fig. 13.

groß sein, vielmehr nimmt ihre Wirkung mit dem Abstande der Angriffspunkte der Querkomponenten von der Körpermitte ständig zu. Doch nimmt dabei auch der Winkel α zu, den die Achsen der Kräftepaare mit der Verlängerung der Körperachse einschließen. Dementsprechend werden die die Achsendrehung des Körpers (die Drehung um die Längsachse) bewirkenden Drehpaarkomponenten, deren Achsen in die Körperachse fallen, nur bedeutend langsamer anwachsen, wie die dazu senkrechten Komponenten, welche die Querdrehung (Trichterbewegung) des Körpers verursachen. Diese Geißelpunkte liefern also einen überwiegenden Beitrag zur Trichterbewegung.

Die Komponenten der beiden eben erwähnten Drehpaargattungen lassen sich wieder untereinander als auch mit den entsprechenden auf die früher dargestellte Weise erhaltenen Komponenten zu Resultierenden zusammensetzen, von denen die eine die Achsendrehung, die andere die Trichterbewegung des Körpers genau wie in dem früher betrachteten Fall bedingt. Es ergibt sich also, daß die Trichterbewegung stärker dann zum Vorschein kommen wird, wenn die Geißel keine volle Anzahl von Schraubenwindungen besitzt, als wenn das letztere der Fall ist, und zwar bei ein und derselben Geißel am stärksten dann, wenn eine ungerade Anzahl halber Schraubengänge vorhanden ist; in allen anderen Fällen aber geringer. Ferner wird dieser Umstand um so mehr zur Geltung kommen, je länger die Geißel ist.

Es ist noch die Wirkung der bei der Hilfskonstruktion für die alleinstehenden Querkomponenten übrig gebliebenen, an der Körpermitte angreifenden Kraft *ON* zu betrachten, durch welche die eben besprochenen Verhältnisse etwas geändert werden. Dieselbe bewirkt eine Parallelverschiebung des Körpers, für den Fall, daß sie ihre Richtung beibehält. Alle derartigen Kräfte lassen sich zu einer Resultierenden zusammensetzen, die ihre Richtung fortwährend ändert, und zwar entsprechend der Rotation der Geißel im gleichen Sinne und im selben Takte, in dem die Rotation erfolgt. Die Kraftrichtung wird sich in einer zur idealen Achse XX' senkrechten Ebene um diese Achse drehen, und zwar im selben Sinne, in dem die Geißelrotation erfolgt. Infolgedessen würde der Körper, wenn er außer von den die Vorwärtsbewegung und Achsendrehung bedingenden Kräften nur noch der zuletzt erwähnten Einwirkung unterworfen wäre, sich längs eines Zylindermantels parallel zu sich selbst und zur Zylinderachse bewegen, derart, daß jeder seiner Punkte Schraubenlinien beschreibt. In Wirklichkeit wird sich diese Bewegung aber mit der Trichterbewegung übereinanderlagern, dabei wird, je nachdem welche Phasenzustände dieser beiden Bewegungen sich gerade kombinieren, bald der vordere Pol des Körpers mehr von der

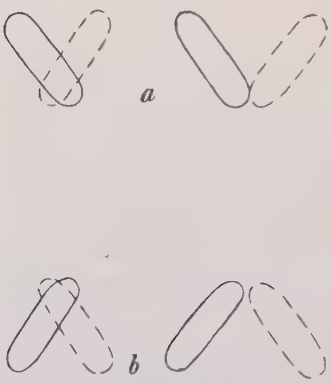


Fig. 14.

Bahn abweichen als der hintere (Fig. 14a), bald der umgekehrte Fall eintreten (Fig. 14b) Es ist den obigen Ausführungen noch hinzuzufügen, daß beim Zustandekommen einer regelmäßigen Trichterbewegung je einer Rotation der Geißel auch ein voller Umlauf des Körpers um den Trichter erfolgt, und da der Körper stets mit der gleichen Seite nach außen gewendet erscheint, so muß gleichzeitig auch je eine volle Achsendrehung des Körpers stattfinden. Doch kommen auch Ausnahmen hiervon vor, von denen weiter unten auf p. 52 noch die Rede sein wird.

Es ist nun ganz klar, daß der Ansatzpunkt der Geißel die Trichterbewegung des Körpers mitmachen und somit die ganze Geißel in eine andere Stellung zum Körper gelangen, also ebenfalls eine Trichterbewegung vollführen muß, derart, daß die Basis des dem Körper zugewendeten Trichters mit derjenigen des vom hinteren Körperende beschriebenen Kegels zusammenfällt.

Durch die Trichterbewegung der Geißel wird auch diejenige des Körpers noch eine gewisse Beeinflussung erfahren, und zwar wird letztere entweder verstärkt oder abgeschwächt werden. Es wird dies davon abhängen, welche Stellung die Geißel bei einer bestimmten Phase der Geißelrotation zum Körper gerade einnimmt, bezw. abhängig sein von der Größe des Phasenunterschiedes zwischen der Geißelrotation und der Trichterbewegung der Geißel.

Am besten läßt sich dies wieder an der Hand einer Figur darstellen. Steht die Geißel wie in Fig. 15 z. B. nach links, in Bezug zur Verlängerung der Körperachse und besitzt die Achse der Resultierenden der Drehpaare gerade die in der Fig. 15 unter *MN* bezeichnete Lage, dann wird ihre in die Körperachse fallende Komponente sehr groß, die dazu senkrechte Komponente klein sein. Die Achsendrehung des Körpers wird also verstärkt, die Trichterbewegung abgeschwächt werden. Dasselbe Verhältnis ergibt sich, wenn man die um $^1/_4$, $^1/_2$ (s. Fig 15 *M'N'*) und $^3/_4$ Phasen verschobenen Lagen ins Auge faßt. Ist die Achse der Resultierenden jedoch wie in Fig. 15 *RS* gerichtet, dann ergibt sich für

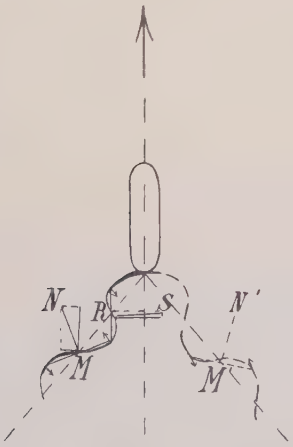


Fig. 15.

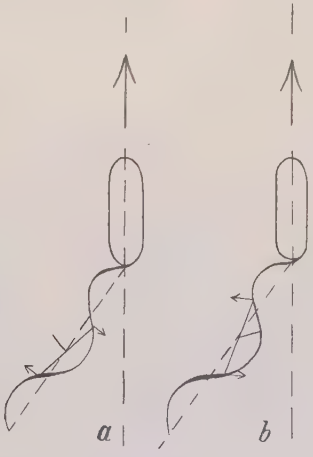


Fig. 16.

diesen Fall eine Verstärkung der Trichterbewegung und eine Schwächung der Achsendrehung. Dasselbe ergibt sich, wenn auch in geringerem Maße, für die beiden in der Fig. 16a, b in Betracht gezogenen Fälle.

g) Umstände, von denen die Stärke der Trichterbewegung abhängig ist.

Nun ist es klar, daß infolge der Rotation des Körpers um seine Längsachse dem Bestreben, die Lage der Drehungsachse zu verändern, ein gewisser Widerstand entgegengesetzt werden wird. Der Widerstand wird um so größer sein, je schneller die Achsendrehung stattfindet. Es wird dadurch eine Kraft hervorgerufen werden, welche eine Kreisel- oder Präzessionsbewegung des Körpers bedingen würde, falls die Kraft, welche die Abweichung der Rotationsachse verursacht, stets nach derselben Richtung wirken würde. Das letztere ist aber nicht der Fall, vielmehr ändert diese Kraft gleichzeitig mit der Rotation der Geißel fortwährend ihre Richtung. Die Kraft, welche die Kreiselbewegung verursacht, wird stets senkrecht stehen zu derjenigen, welche die Abweichung des Körpers bedingt.

Man kann sich die Verhältnisse leicht auf die folgende Weise klar machen: Ist in einem gewissen Augenblicke die Achse des Drehpaares, welche die Seitenabweichung der Körperachse bewirkt, horizontal und nach rechts gerichtet und betrachtet man den Körper von der rechten Seite aus, dann wird sich sein hinteres Ende *h* (Fig. 17 a) heben, das vordere Ende *v* senken. Die Achsendrehung des Körpers findet von hinten gesehen rechts herum statt (im Sinne des Pfeiles). Dann werden alle Körperteilchen, die sich nicht gerade in der Körperachse oder in einer vertikalen durch die letztere gelegten Ebene (der Zeichenebene in Fig. 17 a) befinden, gezwungen werden, ihre Bewegungs-

a (Seitenansicht). Fig. 17. *b* (Draufsicht).

richtung zu ändern. Betrachtet man z. B. ein Teilchen *A* am Umfange des Körpers, so wirkte an ihm ursprünglich eine Kraft *op*. In der neuen Lage des Körpers (Fig. 17 a) kommt nur mehr deren Komponente *om* für die Achsendrehung in Betracht. Die andere Komponente *on* gibt in Verbindung mit der entsprechenden entgegengesetzt gerichteten Kraftkomponente, welche am diametral gegenüberliegenden Punkte derselben Querzone wirkt, ein Drehpaar. Dieses wird eine Querdrehung (Seitenabweichung) des Körpers verursachen, so daß das hintere Ende des Körpers nach rechts, das vordere nach links bewegt wird. (Siehe Fig. 17 b, in der das Drehpaar *no o' n'* um 90° in seiner Ebene entgegengesetzt dem Uhrzeiger gedreht ist.) Genau dieselben Betrachtungen ergeben sich in allen anderen Lagen bezw. bei allen anderen Phasen der Körperbewegung.

Die ursprüngliche Trichterbewegung wird sich also kombinieren bezw. bei sehr rascher Rotation der Geißel völlig ersetzt werden durch eine ebensolche Bewegung, die um $^1/_4$ Phase hinter der ersteren zurück ist. Durch den Widerstand infolge der Achsendrehung des Körpers wird also die Trichterbewegung kaum verringert werden. Nun findet die Trichterbewegung, wie schon früher ausgeführt wurde, im gleichen Takte mit der Geißelrotation statt, d. h. jeder vollen Geißelrotation entspricht auch ein voller Umlauf des Körpers um den Trichter, infolgedessen wird bei rascherer Geißelrotation die Kraft, welche die Seitenabweichung bewirkt, auch viel rascher ihre Richtung ändern, und da sie also viel kürzere Zeit nach einer bestimmten Richtung wirkt, eine geringere Seitenabweichung verursachen. Und hauptsächlich aus diesem Grunde wird die Trichterbewegung bei rascherer Vorwärtsbewegung des Körpers eine Abschwächung erfahren.

h) Abhängigkeit der Schnelligkeit der Körperbewegung von den Ausmaßen des Körpers und der Geißeln.

Es wurde im Vorhergehenden die durch die Betätigung der Geißel verursachte Bewegung des Körpers besprochen, ohne daß auf die Ausmaße von Körper und Geißel irgendeine besondere Rücksicht genommen worden wäre. Nun wäre man im allgemeinen geneigt, anzunehmen, daß bei einer gewissen Länge und Gestalt des Körpers der letztere in um so raschere Bewegung versetzt werden würde, je länger die Geißel ist, die an ihm wirkt, und je mehr Kraftkomponenten infolgedessen an ihm einsetzen, und bei gleichbleibender Länge der Geißel, je geringer die Ausmaße des Körpers sind.

Die letztere Annahme kann man allgemein bestätigt finden, die Bewegung geht durchwegs mit steigender Körperlänge langsamer von statten. Ferner beobachtet man, daß Spirillen, die stark schraubig ausgebaucht (sehr flach gewunden) sind, ganz allgemein langsamere Vorwärtsbewegung vollführen, als steiler gewundene Individuen. Dies ist wahrscheinlich deswegen der Fall, weil die ersterwähnten Spirillen bei der Bewegung einen bedeutend größeren Widerstand erfahren, als die zuletzt genannten, obwohl im ersteren Falle das infolge der schraubenförmigen Körpergestalt für die Vorwärtsbewegung des Körpers in Betracht kommende Moment ein größeres ist.

Was die erste Annahme anbelangt, nämlich, daß die Spirillen von gleicher Länge und gleicher Gestalt sich um so rascher vorwärts bewegen sollen, je länger ihre Geißel ist, so hat dieselbe nur bis zu einem gewissen Maße Gültigkeit. Man kann nämlich tatsächlich beobachten, daß im allgemeinen wenigstens bis zu einer gewissen absoluten Länge der Geißel (etwa bis zu 24 μ, wobei die Geißel bei normaler Form in zwei Schraubenumgänge gewunden ist) mit zunehmender Geißellänge auch eine raschere Bewegung des Körpers erfolgt. So bekommt man in frischen Kulturen mitunter Individuen zu sehen, die an einem Pole eine lange (11 μ), am anderen Pole eine noch ganz kurze (3 μ lange) Geißel besitzen. Die lange Geißel befindet sich je nach der Richtung, nach welcher die Bewegung des Körpers von statten geht, abwechselnd nach rückwärts ausgestreckt in Betätigung, oder in Ruhe um den Körper geschlungen, sowie dies im Vorhergehenden bereits geschildert wurde. Die kurze Geißel aber bleibt immer ausgestreckt und verharrt fortwährend in Betätigung. Wird der Körper durch die lange, am hinteren Ende befindliche Geißel vorwärts getrieben, so bewegt er sich viel rascher, trotz der entgegengesetzten Einwirkung der kurzen Geißel, als wenn die letztere ihn allein und entsprechend nach der entgegengesetzten Richtung bewegt. Tritt, nachdem der eben genannte Zustand eine Zeitlang vorgeherrscht hat, plötzlich die lange Geißel, die auf einmal vorgeschnellt wurde, in Funktion, so daß die Bewegung sofort nach der entgegengesetzten Richtung umschlägt, dann findet die Drehung im entgegengesetzten Sinne wie vorher im ersten Augenblicke nur langsam statt, obwohl die Vorwärtsbewegung sogleich ihre volle Schnelligkeit erreicht, bis dann nach einer kurzen Weile auch die Drehbewegung in normaler Weise einsetzt. Es ist, als müßte erst ein gewisser Widerstand überwunden werden. Ja, wenn beim allmählichen Austrocknen des Präparates die Bewegung der Spirillen nur mehr langsam von statten geht, dann kommt es mitunter vor, daß der Körper in dem zuletzt geschilderten Falle nur vorwärtsgleitet, ohne sich zu drehen. Dieser Umstand scheint darauf hinzuweisen, daß die längere

Geißel zwar eine überwiegende Wirkung auf die Vorwärtsbewegung des Körpers ausübt, nicht aber in gleichem Maße auch auf seine Achsendrehung.

Erreicht die Geißel eine absolute Länge, die über das mittlere Maß von etwa 24 μ hinausgeht, dann beobachtet man, daß mit wachsender Geißellänge keine weitere Steigerung der Körpergeschwindigkeit eintritt. Ja, im Gegenteil, es setzt dann sogar ganz allgemein eine Verlangsamung und vor allem auch ein öfteres Aussetzen der Bewegung ein. So findet man in älteren flüssigen Kulturen stets verhältnismäßig kurze, kommaartige Spirillen, die nur an einem Pole begeißelt sind, deren Geißeln aber ganz enorme Längen erreichen, die diejenige des Körpers um das 3—4-fache übertreffen. Diese Spirillen drehen und bewegen sich bei weitem nicht so rasch vorwärts, als es der Länge der Geißeln entsprechen würde. Außerdem findet die Bewegung nur absatzweise mit steten regelmäßigen Unterbrechungen statt. Auf eine Bewegung von kurzer Dauer folgt eine kurze Ruhepause, der wieder Bewegung folgt usw. Diese Erscheinung dürfte wohl so zu deuten sein, daß bei der abnormen Länge der Geißel, schon um diese selbst in Bewegung zu setzen, soviel Energie verbraucht wird, daß die Bewegung nur langsam erfolgen kann. Infolge der dabei eintretenden stärkeren Ermüdung des kontraktilen Plasmas müssen stete Ruhepausen stattfinden. Andererseits ist hier auch noch der Umstand zu berücksichtigen, daß die älteren Individuen mit den langen Geißeln schon an und für sich nicht mehr so lebensfrisch sind.

i) Das Umkehren des Körpers bei der Bewegung.

An derartigen Spirillen kann man sehr interessante Beobachtungen machen über die Art, in der das Umkehren des Körpers zustande kommt. Bereits im Vorhergehenden wurde beschrieben, in welcher Weise einpolig begeißelte Spirillen ihre Bewegung umkehren. Die vom rückwärtigen Ende entspringende und nach rückwärts gerichtete Geißel wird plötzlich nach vorne geschnellt und dann in der entgegengesetzten Weise wie vorher rotiert, so daß der Körper mit nunmehr vom vorderen Ende nach rückwärts verlaufender Geißel nach der entgegengesetzten Richtung getrieben wird. Fand die Bewegung indes schon von vornherein in der zuletzt genannten Weise statt, so vollzieht sich der umgekehrte Vorgang. Bei diesen Vorgängen, die hauptsächlich bei Spirillen mit Geißeln von mittlerer Länge (8—24 μ absolut) zu beachten sind, findet also kein Umkehren des Körpers statt. Ist die Geißel aber sehr lang (etwa über 24 μ), dann nehmen die Vorgänge einen anderen Verlauf:

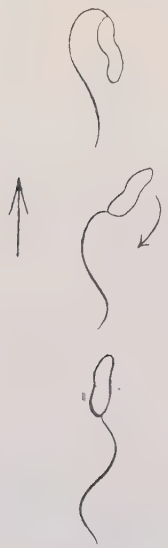


Fig. 18.

Es wurde schon bemerkt, daß bei Spirillen mit sehr langen Geißeln eine allmähliche Ermüdung der letzteren wahrzunehmen ist, so daß die Bewegung häufig aussetzt. Ferner wurde schon früher darauf hingewiesen, daß bei langsamer Vorwärtsbewegung des Körpers die Trichterbewegung bedeutend stärker einsetzt, der Körper also in starke seitliche Schwankungen versetzt wird. So ist auch hier bei den kurzen Individuen mit 3—4mal längerer Geißel zu beobachten, daß die Körperbewegung beim Ermüden der Geißel allmählich verlangsamt wird. Der Körper schwankt ähnlich wie ein zur Ruhe kommender Kreisel immer mehr und mehr zur Seite, er schließt Winkel von 90° und mehr mit der Bahn der Vorwärts-

bewegung ein und wird schließlich vollständig um 180° herum gedreht, so daß sein vorderes Ende nachher nach rückwärts gerichtet ist (s. Fig. 18). Entsprang die Geißel vorher vom hinteren Ende, so nimmt sie jetzt entsprechend vom vorderen Pole ihren Ausgang. Zumeist findet nach dem Umkehren des Körpers eine kurze Ruhepause statt. Und danach geht die Bewegung in derselben Richtung wie vorher, aber mit vom vorderen Ende entspringender Geißel weiter, bis sich dann die Bewegung wieder verlangsamt, der Körper in stärkere Schwankungen gerät, und schließlich wieder um 180° gedreht wird. Dieses Spiel kann man so in steter Aufeinanderfolge viele Male an ein und demselben Individuum beobachten. Geht die Bewegung während der ganzen Dauer des Vorganges noch verhältnismäßig rascher vor sich, dann erhält man den Eindruck, als würde der Körper um den Ansatzpunkt der Geißel nach rückwärts bezw. vorwärts geschleudert werden.

k) Die Schnelligkeit der Achsendrehung des Körpers in ihrer Abhängigkeit von der Gestalt der Geißel.

Es wurde schon erwähnt, daß die Geißel bei rascher Bewegung flach gestreckt, bei langsamer Bewegung weiter ausgebaucht ist. Aber nicht infolge dieses Umstandes bewegt sich der Körper rascher vorwärts, sondern die Verhältnisse stehen vielmehr so, daß der Körper sich um so rascher bewegt, je schneller die Kontraktionen die Geißel entlang ziehen, dabei wird aber, wie früher angeführt wurde, die Geißel ganz flach gestreckt. Die letztere Erscheinung ist also ein Merkmal sekundärer Art.

Die Schnelligkeit der Drehung des Körpers dürfte im allgemeinen nicht in gleichem Maße zunehmen wie die Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung. Bei rascher Bewegung kann man dies wohl nicht gut beurteilen. Die Vorgänge bei langsamer Bewegung lehren aber, daß bei verhältnismäßig langer Geißel mit ein bis zwei vollen Windungen die Drehung des Körpers im allgemeinen rascher von statten geht, wenn die Geißel weit ausgebaucht ist, als wenn sie flach gestreckt ist:

So wurde schon erwähnt, daß vor dem Umkehren des Körpers, wenn die nach rückwärts gekehrte Geißel plötzlich entgegengesetzt zu rotieren beginnt und sich immer mehr ausbaucht, der Körper kaum von der Stelle vorwärtskommt, dagegen aber raschere Rotationen vollführt. In älteren Präparaten, in denen die Spirillen schon ziemlich zur Ruhe gekommen sind, bemerkt man häufig Formen mit weit ausgebauchter Geißel, die sich ebenfalls kaum vom Orte bewegen, aber rasche Rotation und starke Trichterbewegung ausführen. Bekommt man ein derartiges Spirillum von der Schmalseite aus zu sehen, so daß der Geißelpol nach oben gerichtet ist, dann sieht man deutlich, daß die Geißel sich verhältnismäßig langsam rechts herum, der Körper aber rascher links herum dreht, wobei der Ansatzpunkt der Geißel infolge der Trichterbewegung einen Kreis in einer horizontalen Ebene beschreibt. Diese Beobachtungen stehen in einem gewissen Gegensatz zu der von Bütschli (18, p. 857) aufgestellten Annahme, daß die Schnelligkeit der Drehung des Körpers im geraden Verhältnis stehen müsse zur Höhe des Schraubenganges der Geißel. Dieser Widerspruch klärt sich dadurch auf, daß Bütschli eben einfach annimmt, die bei der Bewegung der Geißel senkrecht zur Körperachse gerichtete Kraftkomponente bewirke an und für sich die Drehung des Körpers, ohne daß er die Notwendigkeit des Vorhandenseins von Kräftepaaren zur Bewerkstelligung der Achsendrehung des Körpers berücksichtigt.

Zieht man aber die Drehpaare, die schon im Abschnitte f dieses Teiles eingehend behandelt wurden, mit in Berechnung, so ergibt es sich, daß die geschilderten Erscheinungen auch mit der Theorie übereinstimmen. Denn bei weit ausgebauchter Geißel stehen die Achsen der Drehpaare unter einem bedeutend geringeren Neigungswinkel zur Körperachse als bei steiler gewundener Geißel; sie werden daher im ersteren Falle eine stärkere Drehbewegung des Körpers um seine Längsachse verursachen als im letzteren. Außerdem wird bei weit ausgebauchter

Geißel die Drehung noch dadurch eine Beschleunigung erfahren, daß die Arme und demzufolge auch die Momente der Drehpaare vergrößert werden.

Aus den beiden soeben dargestellten Vorgängen ergibt sich also tatsächlich eine Bestätigung für die auf p. 48 gemachte Annahme über die für die Stärke der Trichterbewegung maßgebenden Umstände. Es wurde dort erwähnt, daß die Trichterbewegung um so schwächer sei, je rascher die sie bewirkenden Kräfte ihre Richtung ändern. Hier im umgekehrten Falle, wo infolge der langsamen Rotation der Geißel diese Richtungsänderung nur langsam von statten geht, entsteht trotz der raschen Achsendrehung des Körpers eine starke Trichterbewegung.

Diesbezüglich sei noch auf die folgende Erscheinung verwiesen: Bringt man die Spirillen in zähflüssige Medien, z. B. in Nährgelatine von $2^1/_2$—5 Proz. Gelatinegehalt, dann findet eine gesteigerte Geißeltätigkeit statt. Die Geißeln rotieren außerordentlich rasch und erscheinen ganz flach gestreckt. Infolge des großen Widerstandes, den der Körper im Medium erfährt, erfolgt aber die Achsendrehung und die Vorwärtsbewegung nur ganz langsam. Der Körper weicht seitlich beinahe gar nicht von der Bahn der Vorwärtsbewegung ab. Findet das letztere aber dennoch statt, dann erfolgt es aber bei weitem nicht, wie dies sonst der Fall zu sein pflegt, mit derselben Geschwindigkeit wie die Geißelrotation, derart, daß also jeder Geißelrotation auch ein voller Umlauf um den Trichter, den der Körper umfährt, entsprechen würde, sondern nur bedeutend langsamer, ja mitunter kommt sogar ein bloßes Hin- und Herpendeln des Körpers vor. Bei dieser Art der Bewegung ist oft noch eine Teilung des Geißelzopfes in zwei oder mehrere Teilstränge zu beobachten. Nur einer dieser Teilstränge bleibt flach gestreckt und in lebhafter Betätigung, die anderen erscheinen wie entspannt, weit ausgebaucht, gewunden und dementsprechend verkürzt und machen bloß die verhältnismäßig langsame Achsendrehung des Körpers mit. Sowie diese Spaltung des Geißelzopfes eintritt, tritt sofort eine Verlangsamung der Körperbewegung ein. Dieses Aussetzen einzelner Geißelstränge ist wohl auch auf Ermüdung des kontraktilen Plasmas zurückzuführen und dem zeitweisen Einstellen der Bewegung an die Seite zu stellen.

Es sei noch auf einige Beobachtungen verwiesen, die vielleicht einiges Interesse besitzen dürften:

In zähflüssiger Nährgelatinelösung kommt es häufig vor, daß die Geißeln beidpolig begeißelter Spirillen mit ihren Enden zusammenkleben. Man kann dann ganz deutlich den Verlauf der von der einen Geißel zur andern sich fortpflanzenden Kontraktionen bezw. Ausbauchungen verfolgen. Die Geißeln rotieren dabei im gleichen Sinne um den Körper herum. Dieser verbleibt an seiner Stelle und vollführt nur rasche Rotationen. Man bemerkt dann nacheinander folgende Phasen der Geißelbewegung: Die Ausbauchung beginnt z. B. von der Basis der linken Geißel (in Fig. 19), setzt sich dann nach rechts zur andern Geißel fort, gleichzeitig wandern die Geißeln um den Körper nach unten herum. Die Ausbauchung geht dann wieder auf die andere Geißel über, während beide an der anderen Seite des Körpers zum Vorschein kommen und nach aufwärts schwingen (s. Fig. 19 d). Ebenso kommt es aber auch vor, daß Spirillen mit derartig verflochtenen Geißeln, welch letztere am rückwärtigen Ende des Körpers eine Schlinge bilden, sich, wenn auch nur langsam, vorwärtsbewegen (s. Fig. 19 e).

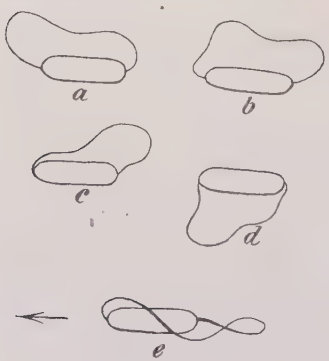


Fig. 19.

l) Vorgänge bei der Teilung der Spirillen.

In frischen Kulturen, und vor allem in flüssigen Nährmedien, findet man stets eine große Zahl von in Teilung befindlichen Individuen, und man hat dann oft Gelegenheit, die völlige Lostrennung der Teilindividuen verfolgen zu können. Kurz bevor das letztere eintritt, stellen die Teilspirillen schon wiederholte Versuche an, sich nach entgegengesetzten Seiten zu bewegen. Aber die Wirkungen der von den freien Körperenden nach entgegengesetzten Richtungen ausgestreckten Geißeln heben sich gegenseitig vollkommen auf, so daß nur ein Hin- und Herzerren der Spirillen stattfindet. Oft wird dann eine Geißel eingeschlagen, und die Bewegung geht unter bloßer Betätigung der anderen Geißel wieder glatt vonstatten, bis dann wieder die andere Geißel hervorgeschnellt wird und das Gegeneinanderarbeiten von neuem einsetzt. Schon vorher findet des öfteren ein gegenseitiges Verdrehen der Teilspirillen um ihre Längsachse statt (Fig. 20 b) und in einem derartigen Zustande der Verdrehung um 180° erfolgt auch stets die völlige Lostrennung. Plötzlich klappen die beiden Teilindividuen zusammen, so daß sie ganz nahe aneinanderzuliegen kommen und dann erfolgt ihre völlige Lostrennung, sie eilen nach entgegegengesetzten Richtungen auseinander (Fig. 20 c, d). Noch ehe die völlige Lostrennung stattfindet, kommt es mitunter vor, daß die Spirillen, ohne eine Achsendrehung auszuführen, sich im Kreise herumdrehen, im Uhrzeigersinne oder entgegengesetzt demselben, etwa um eine durch die Teilungsstelle gehende vertikale Achse, während die Geißeln beiderseits senkrecht zum Körper, aber nach entgegengesetzten Richtungen gestellt sind (s. Fig. 20 e). Dieser Vorgang ist ganz verständlich; denn die Achsendrehung und die Vorwärtsbewegungen, die von den beiden Geißeln in entgegengesetzter Weise bewerkstelligt werden würden, heben sich gegenseitig auf und es bleibt nur je eine Kraft senkrecht zum Körper, die zusammen ein Drehpaar abgeben, durch welches die eben beschriebene Drehung entsteht[1]).

Fig. 20.

m) Betrachtung über die Geißelbüschel der Spirillen.

In Anbetracht des Umstandes, daß die Spirillen, welche Geißelbüschel, also eine Mehrzahl von Geißeln an einem Pol besitzen, bei der Bewegung nur die Gesamtheit der zu einem dicken Strange vereinigten Geißeln, nicht aber die Einzelgeißeln selbst zur Anwendung bringen,

1) Bezüglich der Teilung der Spirillen sei noch bemerkt, daß dieselbe keineswegs in so schematischer Weise erfolgt, wie dies A. Fischer (11, p. 102) annimmt, nämlich daß die Teilung erst dann eintritt, wenn der Spirillenkörper einen vollen Schraubengang erreicht hat, und daß die Teilindividuen nach erfolgter Teilung je nur eine halbe Schraubenwindung aufweisen. Vielmehr läßt sich diesbezüglich gar keine Regel aufstellen. Die Teilindividuen haben häufig tatsächlich nur je einen halben Schraubengang, ebenso oft kommt es aber auch vor, daß sie je einen vollen Schraubengang oder noch mehr besitzen. Die diesbezüglichen Erscheinungen hängen sehr von der Konzentration der Nährmedien und von dem Alter der Kulturen ab.

könnte man vielleicht die Frage aufwerfen, wozu die Spirillen überhaupt Geißelbüschel und nicht eine einzige dicke Geißel ausbilden, sowie etwa die Vibrionen.

Die Antwort auf diese Frage könnte vielleicht auf die folgende Weise gegeben werden: Die Spirillen sind nur imstande, Geißeln von jener Feinheit hervorzubringen, so wie sie eben bei ihnen nachzuweisen sind. Eine einzelne feine Geißel wäre aber nicht imstande, den verhältnismäßig umfangreichen schweren Körper in Bewegung zu versetzen. Es muß daher eine Mehrzahl von Geißeln ausgebildet werden, durch deren Zusammenwirken dieses erst ermöglicht wird.

Das Zusammenlegen der Einzelgeißeln eines Büschels erfolgt dann ganz allgemein in allen Medien bei lebhafter Bewegung, wie dies die auf p. 13—17 beschriebenen Untersuchungen gelehrt haben. Es dürfte bedingt oder doch zumindestens befördert werden durch den Umstand, daß die Geißeln gleichzeitig und in derselben Weise von Kontraktionen durchzogen werden. In Elektrolytlösungen wird das Zusammenlegen der Geißeln, wie früher (III, 4) bewiesen wurde, noch wesentlich begünstigt. Wenn die Spirillen allmählich zur Ruhe kommen, so arbeiten die Geißeln nur mehr langsam und unregelmäßig, daher lösen sie sich voneinander los, die Geißelzöpfe spalten sich, so wie man dies beim Eintrocknen der Präparate oft beobachten kann (s. p. 12 u. 16 Vers. XVIII).

VII. Die Geißeln der Spirillen.

1. Gestalt und Länge der Geißeln bei Spirillum volutans.

Die Geißeln der Spirillen entspringen von den Polen des Körpers in Büscheln zu 20—30 Fäden. An den lebenden Spirillen sind, wie schon des öfteren erwähnt wurde, die Geißeln im allgemeinen in Zopfform angeordnet. Die Dickenausdehnung dieser Zöpfe fällt gerade in das Grenzgebiet der Auflösungsfähigkeit gewöhnlicher Mikroskope. Nimmt man dementsprechend den Durchmesser des Zopfes mit 0,25 μ (= Grenze der Sichtbarkeit bei gewöhnlichen Mikroskopen für mittleres gelbes Licht) an, dann erhält man bei einem aus 25 Geißeln bestehenden Büschel für den Durchmesser der Einzelgeißel den Wert von 0,05 μ. Dieser Wert stimmt merkwürdigerweise mit demjenigen überein, den Migula (8, p. 116) auf Grund ganz anderer Ueberlegungen, nämlich aus der Dicke der Geißeln im Vergleiche zum Körper aus Färbepräparaten ableitet und den er für die Geißeln der Bakterien aller Arten in Anwendung bringt. Doch besteht gar kein Zweifel, daß die Geißeln verschiedener Arten erhebliche Unterschiede in ihrer Dicke aufweisen. Die Dicke der Vibriogeißel dürfte z. B. 0,1 μ, diejenige der Typhusbacillen aber sicher weniger als 0,05 μ betragen. Noch feiner als die Geißeln der letzten Art sind diejenigen vom Proteus vulgaris, von Paratyphus B, Bact. coli und diejenigen der Sarcinen.

Die Geißeln der Spirillen haben die Form von rechtsgewundenen Schraubenlinien (nach der Bezeichnung der Physiker), die bei größerer Längenausdehnung um einen Zylinder, bei geringerer Länge um einen Kegel gewunden sind. Aber auch der Zylinder geht wohl stets an dem Ende der Geißel, an welchem sie mit dem Körper in Verbindung steht, in einen Kegel oder Kegelstumpf über.

An den in Bewegung befindlichen Spirillen sind die Geißeln je nach der Schnelligkeit ihrer Bewegungen (der Schnelligkeit, mit der sich die Kontraktionen die Geißeln entlang fortpflanzen), bald weit ausgebaucht,

bald steiler gewunden. Verlangsamt sich aber die Bewegung der Geißel oder wird sie ganz eingestellt, dann nimmt die Geißel stets die weiter ausgebauchte Form an, die man demgemäß an allen zur Ruhe gekommenen Spirillen zu sehen bekommt und als die normale Geißelform bezeichnen kann. Bei diesen normalen Formen beträgt die Ganghöhe einer Schraubenwindung $h = 7{,}5\ \mu$, der Durchmesser des Kreiszylinders, um den die Achse längerer Geißeln in Schraubenlinien gewunden ist $d = 3\ \mu$. Daraus ergibt sich die absolute Länge für eine Geißel von einer vollen Schraubenwindung $l = 12$ und der Steigerungswinkel der Schraube ungefähr $\alpha = 51^0$ (s. Fig. 21).

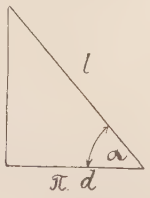


Fig. 21.

Die Einzelgeißeln eines Büschels haben wohl immer untereinander so ziemlich die gleiche absolute Länge, es konnten wenigstens diesbezüglich keine Ausnahmen beobachtet werden. Die absolute Länge der Geißelzöpfe ist aber großen Schwankungen unterworfen. In frischen Kulturen trifft man Geißeln in allen möglichen Stadien der Entwickelung an, mit einer absoluten Länge von 1—24 μ. Die große Mehrzahl der Spirillen besitzt aber Geißeln von mittlerer Länge, mit 1—$1^1/_2$ Schraubenwindungen normaler Form (einer absoluten Länge von 12—18 μ). Mit zunehmendem Alter der Kultur erreichen auch die Geißeln durchwegs eine erhebliche Länge. Und zwar tritt dies besonders in flüssigen Nährmedien augenfällig in Erscheinung, in denen sich die Spirillen bekanntermaßen viel länger im lebenden Zustande erhalten, als auf festen Nährböden. Ueber diese Verhältnisse wird im folgenden eingehend berichtet werden (s. p. 58—66). Man trifft in alten flüssigen Kulturen besonders viele abgerissene Geißeln von ganz enormer Länge an, mit 4—6 Schraubengängen, die (bei 6 Gängen) einer absolute Länge bis zu 72 μ erreichen.

Die Geißeln entspringen bei Spirillum volutans durchwegs nur von den Polen des Körpers. Nur höchst selten konnten Ausnahmen hiervon beobachtet werden. So wurde einmal ein Spirillum gesehen, daß im ganzen 4 Geißelbüschel besaß, von denen je eines von den Enden des Körpers, die anderen zwei von Stellen der Längswand ausgingen, diese letzteren machten die Drehbewegung des Körpers mit. Bei längeren Formen, die aus zwei oder mehr Teilindividuen bestehen, kommt es besonders in flüssigen Kulturen oft vor, daß außer an den freien Polen auch von den Teilungswänden Geißeln entspringen.

2. Die Struktur der Geißeln.

Was die Struktur der Geißeln anbelangt, so wurde diesbezüglich schon auf p. 20 auf Erscheinungen hingewiesen, die an den Geißeln in verdünnten Säuren oder in sauer reagierenden Salzlösungen auftreten. In Lösungen von gewisser Konzentration sind nämlich an den Geißeln eigentümliche Körnchen oder Kügelchen wahrzunehmen, die sich perlschnurartig aneinanderreihen. Eine ähnliche Struktur ist in sauren Lösungen auch bei den Vibrionengeißeln, ferner bei den mit Hämateïn gefärbten Bacillengeißeln zu sehen. Bei stärkeren Konzentrationen verkürzen sich, wie schon erwähnt wurde, die Geißeln, die Körnchen rücken aneinander, bilden einen einzigen Knopf, und die Geißel wird schließlich ganz aufgelöst.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese Erscheinungen in einen gewissen Zusammenhang zu bringen sind mit den von Künstler (30) bei Flagellaten und Bütschli (18) bei den Geißeln von Spirillen und

Schwefelbakterien beobachteten ähnlichen Körnchenstrukturen, ferner mit jenen Beobachtungen, die A. Fischer (10, p. 201) an den Geißeln von Flagellaten und mitunter auch bei Bakteriengeißeln (11, p 130. Taf. III. Fig. 19) gemacht hat. Während sich über das Zustandekommen dieser Struktur bei den Untersuchungen der beiden ersteren Forscher nichts Genaues sagen läßt, spielte bei Fischer die Dauer der Eintrocknung des Aufschwemmungstropfens eine gewisse Rolle. Fischer nahm größere und kleinere Tropfen der betreffenden fauligen Flüssigkeit, in der sich die Flagellaten entwickelt hatten. Je länger die Eintrocknung der Tropfen gedauert hatte, an desto zahlreicheren Geißeln war eine Körnchenstruktur wahrzunehmen. Fischer hält diese Struktur daher für ein Kunstprodukt, daß durch eine unvollständige Aufquellung der Geißeln entsteht. Es wäre aber auch denkbar, daß die Aufschwemmungsflüssigkeit bei Fischer sauer war und daß die Körnchenbildung ebenfalls auf die Einwirkung der Säure zurückzuführen ist. Ob es in dem letzteren Falle dann um Kunstprodukte handeln würde, oder ob dabei wirkliche Strukturelemente der Geißel herausmodelliert würden, das läßt sich nur schwer entscheiden. Auf jeden Fall wäre es denkbar, daß die Geißel aus differenzierten Elementen besteht, die von den Säuren in verschiedener Weise beeinflußt werden.

3. Der Basalkörper der Geißeln.

An abgerissenen Geißeln bezw. Geißelbüscheln kann man fast immer an einem Ende ein knopfartiges Gebilde wahrnehmen, und zwar stets an dem basalen Ende, d. h. an jenem Ende, an welchem die Geißel am Körper angesetzt war. Das letztere geht schon aus der Gestalt der Geißel hervor, die sich gegen das andere Ende zu verjüngt, oft aber kann man auch teilweise entfaltete Geißelbüschel sehen, bei denen 2—3 Geißeln an dem Knopf zusammenlaufen. Dieses Gebilde ist mit großer Regelmäßigkeit an fast allen abgerissenen Spirillengeißeln, aber auch bei den Geißeln von Bacillen zu sehen; es ist auch schon von Fischer (11, p. 128) beobachtet worden. Man wird wohl nicht fehl daran tun, wenn man annimmt, daß es sich hier um ein Plasmagebilde handelt, durch welches die Geißel mit dem Körper in Verbindung steht. Möglicherweise, daß es dem Blepharoplast bezw. dem Basalkörper, dem Bewegungszentrum der Flagellaten, an die Seite zu stellen ist, vielleicht aber handelt es sich bloß um mitabgerissene Membranstücke. Einmal aber konnte die Beobachtung gemacht werden, die entschieden der ersteren Anschauung mehr Wahrscheinlichkeit zuspricht. Es wurde lange Zeit ein Individuum aus dem Kondenswasser einer acht Tage alten Agarkultur betrachtet, welches drei außerordentlich große, beinahe das ganze Zellinnere einnehmende Volutanskugeln besaß. An dem einen Ende ließen die Kugeln noch etwas freien Raum. Dort war deutlich im Zellinnern nahe dem Körperende ein Körnchen zu sehen. Von demselben schienen nach zwei Seiten Geißeln auszugehen (s. Fig. 22). Diese Beobachtung würde wohl mehr zugunsten der von Fischer (11, p. 70) geäußerten Annahme sprechen, daß die Geißel, um sich bewegen zu können, mit dem Körperplasma in Verbindung stehen muß, und daß sie die Kontraktionsimpulse von dem letzteren empfängt. Allerdings konnte auch bei abgerissenen Spirillengeißeln in zwei Fällen noch eine Bewegung wahrgenommen werden, kurze Zeit lang hindurch nachdem sie sich vom Körper losgelöst hatten. Die Bewegung

Fig. 22.

vollzog sich in derselben Weise, wie sie Fischer (10, p. 214) für abgerissene Flagellatengeißeln schildert. Es fanden noch einige Zuckungen der Geißeln statt, ein kurzes Hin- und Herflattern des in 2 –3 Teile gespaltenen Geißelbüschels, bis dann bald die Bewegung ganz erlosch. In beiden Fällen war aber an der Geißelbasis außer dem erwähnten Knöpfchen noch ein größerer Plasmaklumpen zu sehen.

4. Die Entwicklung der Geißeln.

Was die Entwicklung der Geißeln von Spirillen anbelangt, so konnten nur die Beobachtungen von Fischer (11, p. 85) bestätigt werden, nämlich, daß man mitunter bei beidpolig begeißelten Individuen Geißeln von ganz geringer Länge sieht, die zweifelsohne junge Entwickelungsstadien der Geißelbüschel darstellen. Die Entwicklung der Geißeln geht aber doch nicht so rasch von statten, wie Fischer dies annehmen zu müssen glaubt. Selbst bei langer Verfolgung ein und desselben Individuums kann man niemals irgendwelche Längenveränderungen der Geißeln wahrnehmen. So wurde z. B. ein Spirillum mit einer ganz kurzen (1 μ langen) Geißel über eine halbe Stunde lang beobachtet, ohne daß das geringste Wachstum der Geißel wahrgenommen werden konnte. Fischer vermeint indessen, daß die Geißeln innerhalb einer Viertelstunde ihre volle Länge erreichen. Es ist demgegenüber vielmehr anzunehmen, daß die Geißeln ganz langsam heranwachsen, vielleicht im Anfange, nämlich solange die Kultur noch frisch ist, rascher als nachher, wenn die Wachstumsbedingungen in der älteren Kultur ungünstiger geworden sind. Und dieses Wachstum dürfte ständig andauern, solange die Spirillen noch lebend sind. Darauf läßt wenigstens die mit dem Alter der Kultur stetig zunehmende Länge der Geißeln schließen.

5. Zur Frage der beidpoligen Begeißelung der Spirillen.

Ich hatte seinerzeit in einer vorläufigen Mitteilung (44), die dieser Arbeit vorausging, der Meinung Ausdruck gegeben, daß die Spirillen und insbesondere Spirillum volutans im Gegensatze zu den Vibrionen normalerweise beidpolig begeißelt seien.

Für das Zustandekommen dieser Ansicht war zunächst der Umstand maßgebend gewesen, daß die Spirillen in frischen Kulturen sich in ihrer Mehrzahl beidpolig begeißelt erweisen, und daß man oft in flüssigen Kulturen Doppelindividuen beobachten kann, bei denen nicht nur an jedem der freien Pole, sondern auch von der deutlich ausgebildeten Teilungswand Geißeln entspringen. Dieser letztere Umstand sprach insbesondere für die Auffassung der beidpoligen Begeißelung. Denn er schien darauf hinzuweisen, daß mitunter noch vor dem vollständigen Ablauf der Teilung das normalerweise vorhandene zweite Geißelbüschel ausgebildet werde.

Bei den Vibrionen dagegen erscheint stets nur eine geringe Minderzahl der Individuen bipolar begeißelt. Auch konnten niemals an den Teilungswänden von Doppelindividuen Geißeln wahrgenommen werden.

Ausschlaggebend war aber für die Bildung der oben erwähnten Ansicht vor allem die Art und Weise, in der die Geißeln bei beidpolig begeißelten Spirillen zur Betätigung gelangen. Bei der Bewegung solcher Spirillen kommt nämlich stets nur das am hinteren Körperende befindliche Geißelbüschel zur Wirksamkeit. Das am vorderen Ende entspringende Geißelbüschel erscheint dagegen um den Körper geschlungen und verharrt in Ruhe. Ist die Bewegung eine Zeitlang auf diese Weise von statten gegangen, dann wird plötzlich das vordere Geißelbüschel

hervorgeschnellt und setzt den Körper nach der entgegengesetzten Richtung in Bewegung. Zu gleicher Zeit stellt das andere Geißelbüschel seine Tätigkeit ein und wird nun seinerseits um den Körper aufgewickelt. Ein derartiges gegenseitiges Ablösen der Geißelbüschel und der damit verbundene Umschlag des Bewegungssinnes findet manchmal zu wiederholten Malen rasch nacheinander statt. Dieser Vorgang schien gewissermaßen darauf hinzudeuten, daß zur Bewegung in einem Sinne nur die eine Geißel, zu derjenigen im entgegengesetzten Sinne die andere Geißel bestimmt sei.

Bei den Vibrionen zeigt sich auch hier wieder ein Unterschied. Die Geißel ist bald nach rückwärts gerichtet, bald geht sie dem Körper voraus. Bei beidpolig begeißelten Individuen bleiben stets beide Geißeln ausgestreckt und in Betätigung.

Nun haben aber eingehende Untersuchungen über die Geißelbewegung polarbegeißelter Bakterien, die im Vorausgehenden beschrieben wurden, gelehrt, daß in der Art, in der die Geißeln bei den Spirillen zur Betätigung kommen, sich kein prinzipieller Unterschied von derjenigen ergibt, wie sie bei den Vibrionen zu beobachten ist. Es hat sich vielmehr als sehr wahrscheinlich erwiesen, daß die Spirillengeißeln infolge ihrer größeren Länge und ihrer weiteren Windungen geringere Steifheit besitzen als diejenigen der Vibrionen, und daraus würde es erklärlich werden, daß die ersteren dem Körper bei der Bewegung niemals vorausgehen, sondern um ihn aufgewickelt werden. Des weiteren ergaben die Beobachtungen an Spirillen, daß auch einpolig begeißelte Individuen sich bald in dem einen, bald in dem entgegengesetzten Sinne vorwärtsbewegen können. Die Geißel ist allerdings dabei stets nach rückwärts gerichtet, und sie verläuft, falls der Pol, von dem sie entspringt, vorangeht, längs des Körpers nach rückwärts, wobei sie ihn in derselben Weise vorwärtstreibt, als wenn sie am hinteren Pole entspringen würde. Diese Erscheinung, die ja auch schon früher beobachtet worden war, war damals als anormal, gewissermaßen als Notbehelf angesehen worden.

Da in dieser Weise somit alle Erscheinungen ihre Erklärung auch ohne die Annahme der beidpoligen Begeißelung finden, kann man wieder zur alten Anschauung zurückkehren, daß die Spirillen normalerweise einpolig begeißelt sind, so wie dies auch von Fischer für die polarbegeißelten Bakterien allgemein angenommen wird.

Als bemerkenswert ergibt sich nur bei den Spirillen, daß das zweite Geißelbüschel im Gegensatze zu den Vibrionen schon lange vorher ausgebildet wird, ehe noch irgendein anderes Anzeichen der bevorstehenden Teilung wahrzunehmen ist, und daß die Teilindividuen häufig noch lange nach Ausbildung der Teilungswand noch aneinander haften bleiben, so daß inzwischen schon das Geißelbüschel auftritt, welches der nächsten Teilung vorausgeht, wie ja überhaupt bei den Spirillen ein größeres Bestreben zur Kettenbildung vorherrscht, als bei den Vibrionen.

6. Einfluß von Konzentration, Alter der Kultur und der Temperatur auf die Entwicklung von Körper und Geißel bei den Spirillen.

Zum Studium dieser Einflüsse wurden die folgenden Versuche unternommen:

Es wurde eine Anzahl von Röhrchen mit etwa gleichen Mengen von Nährlösungen beschickt, diese dann mit annähernd gleichen Mengen Spirillenmaterials (Spirillum volutans) von derselben Kultur geimpft und bei 28° im Brutschranke gehalten.

Die Nährlösungen waren in der gewöhnlichen Zusammensetzung hergestellt worden, hatten aber verschiedenen Wassergehalt. Und zwar kamen zur Verwendung:

a) Bouillon mit $^1/_3$ des normalen Wassergehaltes (in 3-fach. Konz.) = B $^1/_3$
b) „ „ $^1/_2$ „ „ „ „ 2 „ „ = B $^1/_2$
c) „ „ „ „ „ „ 1 „ „ = Bnml.
d) „ „ 2-fach „ „ „ „ $^1/_2$ „ „ = B 2
e) „ „ 3 „ „ „ „ $^1/_3$ „ „ = B 3
f) Nährgelatine mit 5-proz. Gelatinegehalt (bei 28° flüssig) = G 5
g) „ „ 1 „ „ „ 17° „ = G 1
h) Agarbouillon mit 0,02-proz. Agargehalt „ 17° „ = AB

Ferner wurde eine Reihe von Agarnährböden von verschiedenem Wassergehalte mit Spirillenmaterial von derselben Kultur wie oben beschickt und ebenfalls in den 28-grädigen Brutschrank gestellt:

i) 4 Monate alter Agar ohne Kondenswasserausscheidung = A alt
k) 2 „ „ „ mit geringer Kondenswasserausscheidung = A neu
l) frischer Agar von normalem Wassergehalte = A nml
m) „ „ „ $1^1/_3$ „ = A $1^1/_3$
n) „ „ „ $1^1/_2$ „ = A $1^1/_2$

Es wurden ferner Spirillen in normaler Bouillon
o) bei Zimmertemperatur (17°) = B 17
p) bei 22° = B 22
gezüchtet.

Die Kulturen wurden untersucht:

Nach 24-stündigem Verweilen im Brutschranke.

1) B $^1/_3$. Die Spirillen sind nur sehr spärlich gewachsen, sie sind nur wenig beweglich, und stets sehr kurz, 3—6 μ lang, kommaartig und voller oft übermäßig großer Volutanskugeln. Die Geißeln sind in einen vollen Schraubengang gewunden, dessen Höhe = 6 μ.

2) B $^1/_2$: Es ist dasselbe Bild wie bei B $^1/_3$, die Bakterien ebenfalls nur schlecht gewachsen, 4,5—7,5 μ lang, wenig beweglich, voller großer Volutanskugeln. Die Geißeln wie oben.

3) Bnml. Die Spirillen sehr gut gewachsen, die Flüssigkeit getrübt, an der Oberfläche eine weiße milchige Schicht, die sich beim Schütteln des Röhrchens in der Flüssigkeit verteilt. Die Spirillen sind in lebhafter Bewegung. Sie sind in der Mehrzahl steil gewunden und mäßig lang, etwa 4,5—6 μ mit $^3/_4$—1 Schraubengang. Daneben gibt es auch stark schraubig gekrümmte Formen, etwa ein Drittel von allen, die mitunter bei 10,5 μ Länge $2^1/_4$ Umgänge aufweisen, wobei der Schraubendurchmesser D = 3 μ beträgt[1]). Vereinzelt kommen sehr lange Formen vor mit einer Länge von 15 μ bei $2^1/_2$ vollen Umgängen. Die Dicke des Körpers beträgt 1,5 μ. Im Körperinnern zeigen sich Körner und Kugeln, die letzteren aber nicht sehr zahlreich. Die Geißeln sind von normaler Form und Länge, meist 1 U (Schraubenumgang), dessen Höhe L = 9 μ ist, wobei der Durchmesser des Zylinders, um welchen die Geißelschraube gewunden D = 3 μ beträgt. Die Anzahl U variiert zwischen $^3/_4$—$1^1/_2$. Vereinzelt abgerissene Geißelbüschel.

4) und 5) B2 und B3: In beiden sind die Spirillen stark gewachsen, jedoch ohne Oberflächenbelag, sie sind in lebhafter Bewegung. Der Körper ist durchwegs lang und steil gewunden, und zwar von L = 4,5 μ angefangen, meist jedoch mit L = 9—12 μ. Es sind zahlreiche Doppelformen vorhanden mit einer Länge von oft 21 μ. Das Innere weist stets Körner auf, aber niemals Volutanskugeln. Die Geißeln sind durchweg kurz, L = 3—4,5 μ.

6) G5: Die Spirillen weniger stark gewachsen als in Bnml., doch ohne Oberflächenbelag. Ueberwiegend lange Formen von L = 6—12 μ, deren Windungen langsam ansteigen und weit ausgebogen sind, so daß auf L = 12 μ 3 U kommen. Es sind stets Volutans-Kugeln vorhanden. Die Geißeln in verschiedener Länge, und zwar durchschnittlich länger als Bnml. Die kurzen Spirillen haben absolut lange, die längeren kurze Geißeln.

7) G1: Ebenfalls nur mäßig gewachsen, ohne Oberflächenbelag. Die Länge der Spirillen 6—12 μ, doch sind die Schrauben in der Mehrzahl steiler gewunden, wie bei G5, in ähnlicher Weise wie in Bnml. Im Innern der Zellen sind stets Körner, aber meist nur kleinere und in geringer Zahl zu sehen. Volutans-Kugeln kommen nur

---

1) Wenn hier und im folgenden von der Länge der Spirillen oder der Geißeln gesprochen wird, so ist damit nicht die absolute Länge der erzeugenden des Körpers oder Geißel gemeint, sondern die kürzeste Entfernung der beiden Endpunkte derselben. Diese Länge soll künftig kurz mit L bezeichnet werden, ferner soll U einen vollen Schraubenumgang bezeichnen und D den Schraubendurchmesser = Durchmesser des Kreiszylinders, um den die Achse des Körpers bezw. der Geißel gewunden ist.

höchst vereinzelt vor. Die Geißeln von normaler Länge. Sie treten vereinzelt auch an den Teilungswänden von Doppelindividuen auf. Man findet oft abgerissene Geißeln von erheblicher Länge mit $2^1/_2$—3 U, L = 15—18 μ.

8) AB: Das Wachstum ist nicht so kräftig wie in reiner B nml, aber stärker als in G. Es herrschen sonst dieselben Verhältnisse wie in B nml. Viele abgerissene Geißeln von geringer Länge (1 U).

9) B17: Nichts gewachsen.

10) B22: Die Spirillen nur schwach gewachsen. Sie sind überwiegend lang und steil gewunden mit 2, $2^1/_2$ und 3 U auf 13,5 μ L. Im Innern sind stets Volutans-Kugeln. Sie sind häufig etwas plasmolysiert. Die Geißeln sind normal L = 6 μ.

Feste Nährböden.

Von der Oberfläche wurden die Spirillen in sterile G 1 aufgeschwemmt. Bei 11, 12 und 13 zeigen sich niemals abgerissene Geißeln.

11) A alt: Die Spirillen sind durchwegs äußerst kurz, meist 4,5—6 μ, die längsten 7,5 μ. Sie erscheinen meist nur wenig gekrümmt, kommaartig und erreichen keine volle Schraubenwindung. Es kommen außerordentlich viele Doppelformen vor. Ein großer Teil enthält nur wenig Körner, doch sind häufig ganz kurze Formen zu sehen, meist Doppelindividuen, die dick aufgeschwollen und ganz mit Volutans-Kugeln vollgepfropft sind. Die Enden laufen spitz zu, während der mittlere Teil stark ausgebaucht ist (Involutionsformen). Häufig besitzen die ganz kurzen Spirillen selbst dann an beiden Enden Geißeln von ungleicher Länge, wenn von einer Teilungswand oder Einschnürung noch nicht die geringste Andeutung vorhanden ist. Die Geißeln sind meist ebenso lang oder nicht viel länger als die Spirillen, sie zeigen je eine volle Schraubenumdrehung von entsprechend geringeren Ausmaßen als im Normalfalle.

12) A neu: Ungefähr dasselbe Bild wie bei A alt. Die längsten Spirillen sind 9 μ lang, sie sind ganz schmal und steil gewunden. Es kommen ebenfalls Involutionsformen vor. Sonst treten nur verhältnismäßig wenig Körnchen und selten Volutanskugeln im Innern der Spirillen auf.

13) A nml.: Die Spirillen sind durchwegs länger und vor allem auch schlanker und schmäler als auf A alt und A neu. Im Innern kleine, körnige Volutans-Kugeln, L = 6—9 μ, die längsten Individuen 12 μ. Die Geißeln normal.

14) und 15) A $1^1/_3$, A $1^1/_2$: Die Länge der Spirillen nimmt mit steigendem Wassergehalte des Nährbodens zu. Der Körper selbst erscheint schlank und dünn, bei A $1^1/_2$ bis zu 15 μ lang. Die Schrauben steil gewunden und wenig ausgebogen. Das Innere weist stets Volutans-Kugeln auf, die mit zunehmendem Flüssigkeitsgehalte des Nährbodens größer werden. Die Geißeln normal. Es erscheinen vereinzelt abgerissene Geißeln.

16) Kondenswasser von 12—15: Es erscheinen auch hier neben kurzen 6 μ langen Formen viele längere und zwar stets länger werdend von 12 gegen 15 μ, oft bis zu 21 μ langen Individuen. Die letzteren sind aber stets sehr schlank und steil gewunden, im Innern sind kleine, körnerartige Volutans-Kugeln vorhanden, deren Größe von A nml. nach A $1^1/_2$, also in umgekehrter Weise wie auf den Oberflächen abnimmt. Die Geißeln sind meist länger als auf den entsprechenden Oberflächen. Es erscheinen oft abgerissene Geißeln, die mit 3 U eine L von 24 μ erreichen, also eine absolute Länge von 39 μ. Doch nimmt die Geißellänge nicht im selben Sinne zu wie diejenige der Spirillen, sondern es weisen im Gegenteil gerade die kurzen Formen sehr lange Geißeln und die langen Individuen kurze Geißeln auf.

Nach 48 Stunden.

17) B17: Die Spirillen sind gut aufgegangen. Es zeigen sich ungefähr dieselben Verhältnisse wie in B nml. nach 24 Stunden.

18) G1: Die Spirillen sind dichter gewachsen; es hat sich ein Oberflächenhäutchen gebildet.

4 Tage alte Kulturen.

19) G5: Es hat sich ein dickes Oberflächenhäutchen gebildet. Die Spirillen sind teilweise flacher gebogen als in der 24 Stunden alten Kultur, ihre L = 9—15 μ. Sie sind voller großer Volutans-Kugeln, die gegenüber der Membran hellleuchtend erscheinen und oft über dieselbe hinaustreten.

20) G1: Aus der Flüssigkeit: Es sind überwiegend lange Formen (9—12 μ) vorhanden, das Innere aber meist ohne Körner, oft ganz leer. Die Geißeln in allen Größen bis zu 2 U.

Vom Oberflächenhäutchen: Es überwiegen auch hier die langen Formen. Etwa die Hälfte der Individuen ist weiter ausgebaucht. Im Innern stets viele Körner und oft Kugeln. Die Geißeln normal, abgerissene Geißeln von großer Länge.

8 Tage alte Kulturen.

21) $B^1/_2$, $B^1/_2$: Enthalten nur tote Formen, sie sind kurz und besitzen große Volutans-Kugeln.

22) In B2 und B3 haben sich an der Oberfläche geringe weißliche Verdichtungen gebildet, die sich aber bei der geringsten Erschütterung der Röhrchen sogleich senken und in der Flüssigkeit verteilen. Es sind in beiden Nährlösungen überwiegend lange (10,5—13,5 μ, manchmal 18,5 μ, vereinzelt selbst 31,5 μ) Formen zu finden (die kurzen sind 3—6 μ lang). Sie sind schlank und steil gewunden und besitzen im Innern stets Körner, aber in nicht allzu reichlichem Maße. Die Geißeln sind meist von normaler Länge, es sind häufig abgerissene Geißeln anzutreffen, die aber nicht übermäßig lang sind, sondern bei 10,5—13,5 μ Länge mit 2 U das Doppelte der normalen Länge erreichen. Es erscheinen keine Involutionsformen.

23) Bnml.: Die Flüssigkeit ist ganz klar geworden, am Boden ist ein weißlicher Satz, Oberflächenhäutchen vorhanden. Aus der Flüssigkeit: Es sind verhältnismäßig wenige Spirillen zu finden. Dieselben sind fast durchweg sehr kurz, L = $4^1/_2$—6 μ, die längsten 10,5 μ. Es sind da zum großen Teil Involutionsformen[1]) vorhanden, die dick aufgeschwollen, mitunter fast kugelrund gestaltet sind. Die Enden laufen oft spitz zu, so daß die Zellen birnen- oder spindelförmige Gestalt annehmen. Das Innere der Involutionsformen strotzt von Volutans-Kugeln und Körnern. Daneben gibt es aber auch Individuen, deren Inneres fast ganz inhaltsleer erscheint und die auch größere Länge aufweisen. Die Geißeln sind fast stets außerordentlich lang, sie erreichen oft L = 36 μ mit 4 U. Es sind viele abgerissene Geißeln vorhanden, die stets eine enorme Länge aufweisen.

Im Oberflächenhäutchen finden sich dagegen fast nur lange (L = 12 μ) normale Formen, in der Ueberzahl steil gewunden, seltener weit ausgebaucht. Mitunter sieht man stark verkrümmte, plattgedrückte Individuen. Das Innere ist stets voller Volutans-Kugeln. Die Spirillen sind immer in Haufen beisammen und haften eng aneinander, so daß ihre Membranen teilweise schon untereinander zu verquellen beginnen und sich eine Kahmhaut von waben- oder bläschenförmiger Struktur bildet, die aus Verquellungs- bezw. Auflösungsprodukten besteht. Die Geißeln sind da durchweg verhältnismäßig kurz (6—9 μ lang).

24) G5: Die Flüssigkeit ist ganz getrübt. Oberflächenhäutchen vorhanden. In der Flüssigkeit meist steil gewundene Formen von 3—10,5 μ. Im Innern der Spirillen Körner und kleine Volutans-Kugeln in nicht allzu großer Zahl. Die Geißeln etwas länger als normal. Von der Kahmhaut: Es sind in der Mehrzahl lange Individuen vorhanden, die stets voller dicker Volutans-Kugeln sind.

25) G1: Starker Oberflächenbelag, der sich nicht zu Boden setzt. In der etwas getrübten Flüssigkeit sind überwiegend kurze Formen von 3—5.5 μ L (vereinzelt 13 μ), die zumeist inhaltsleer erscheinen. Daneben gibt es längere Individuen voller Volutans-Kugeln (wahrscheinlich vom Häutchen). Dann treten mitunter Involutionsformen, meist Doppelindividuen, auf, von denen jedes 3 μ lang ist, sie sind dick aufgeschwollen, voller heller Kugeln. Die Geißeln sind durchschnittlich etwas länger als normal, häufig lange, abgerissene Geißeln.

Vom Oberflächenhäutchen: Es sind kurze wie lange Formen vorhanden, alle voller leuchtender Volutans-Kugeln, die sich oft kettenförmig aneinanderreihen, mitunter langgestreckt erscheinen und zumeist das ganze Innere einnehmen. Es treten oft Involutionsformen, häufig Doppelformen, auf, darunter viele längere spindelförmige, mit übermäßig großen Kugeln.

26) AB: Die Flüssigkeit ist klar, an der Oberfläche eine geringe Verdichtung mit einzelnen weißlichen Häufchen. Es sind auch hier überwiegend kurze Formen (L = 4,5—5,5, oft bis zu 8 μ). Es sind schlanke und schmale Individuen vorhanden, mit nur wenigen Körnchen, und dann dick aufgeschwollene spindelförmige Involutionsformen vorhanden. Die Geißeln meist länger als normal, viele abgerissene äußerst lange Geißeln.

27) B 22: An der Oberfläche hat sich ebenfalls eine schwache Bakterienverdichtung gebildet, die sich beim Erschüttern des Gefäßes senkt. Es sind kurze, schmale Formen mit L = 5,5 μ, deren Inneres leer ist oder wenige Körnchen aufweist, dann

---

1) An den Involutionsformen sind sowohl in flüssigen, als auch in festen Kulturen stets noch Geißeln nachzuweisen und in den flüssigen Kulturen sind derartige Spirillen immer in der lebhaftesten Bewegung. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zu dem von Fischer (11, p. 113) erhaltenen Befunde, wonach an Involutionsformen niemals Geißeln festzustellen wären. Es klärt sich dadurch auch der von Fischer hieraus konstruierte Widerspruch auf, nämlich, daß im Gegensatze zu diesen Beobachtungen bei den Involutionsformen sonst die Geißeln in den Kulturen stets an den Bakterien erhalten blieben.

längere Individuen, L = 13—16 μ, mitunter weit ausgebaucht geschraubt und dicke voller Volutanskugeln, sie stammen ohne Zweifel von der Oberflächenverdichtung. Außerdem sind häufig ganz kurze, stark aufgeschwollene, fast kugelrunde Involutionsformen anzutreffen von 3 μ Länge mit verhältnismäßig langen Geißeln (L = 8 μ). Es sind viele abgerissene, sehr lange Geißeln zu sehen.

28) B 17: Ebenfalls geringe Oberflächenverdichtung. Die Spirillen im allgemeinen normal, keine Involutionsformen.

Feste Nährböden, von der Oberfläche.

29. A alt: Fast alle Spirillen sind tot, sie sind stets kurz und zumeist normal gestaltet; L = 4,5, höchstens 9 μ. Das Innere ist ganz inhaltsleer. Doch kommen oft ausgebauchte, spitzzulaufende Involutionsformen vor, voller hellleuchtender Kugeln und Körner. Die Geißeln sind durchwegs erhalten und mit dem Körper in fester Verbindung, nur vereinzelt kommen abgerissene Geißeln vor. Sie sind stets länger wie die Körper der Spirillen. Es kommen nur sehr selten lange Geißeln vor, die mit 3 U, L = 21 μ erreichen.

Aehnliche Beobachtungen machten auch bei:

30) A neu:

31) Auf Anml., A $1^1/_3$ und A $1^1/_2$ treten auch nur selten lebende Individuen auf. Ihre Länge nimmt mit dem zunehmenden Wassergehalte des Nährbodens zu; die Dicke des Körpers dagegen ab. Schon in A nml. sind bis zu 15 μ lange Formen zu finden. Sie erscheinen häufig plasmolysiert und stark plattgedrückt; oft auch besitzen sie noch Volutanskugeln, die mitunter eine beträchtliche Größe erreichen. Die Geißeln sind im allgemeinen von normaler Länge, mit einer vollen Schraubenwindung (L = 9 μ), oder $1^1/_2$ derselben. Die Büschel sind häufig in 3—4 Teile entfaltet. Sie haften zumeist noch fest am Körper, doch nimmt die Zahl der abgerissenen Geißeln von A nml. gegen A $1^1/_2$ stetig zu.

Kondenswasser der Agarkulturen.

32) A nml.: Etwa nur ein Fünftel der Spirillen lebend. Die lebenden sind stets kurz, von 4,5 μ angefangen bis höchstens 9 μ; sie sind schlank und schmal, mitunter mit wenigen Körnern im Innern. Die toten Spirillen sind länger, teilweise in normaler Form, teilweise aber ganz plattgedrückt und zusammengeschrumpft. Die Geißeln der lebenden Spirillen sind stets länger als diese selbst. Es sind viele abgerissene Geißeln zu sehen von oft ganz enormer Länge, die längsten besitzen bei 73,5 μ 9 U. Diese langen Geißeln sind wohl stets durch Zusammenhaften mehrerer kürzerer entstanden, denn sie erreichen oft eine bedeutende Dicke und sind in verschiedenen Teilen verschieden dick, oder sie spalten sich der Länge nach in Teilstränge.

33) A $1^1/_3$: Ungefähr die Hälfte der Spirillen lebend. Bei den lebenden überwiegen die kürzeren, 6—9 μ langen Formen; sie sind durchwegs schmal und schlank gewunden, im Innern Körner. Die Geißeln sind stets sehr lang, mit $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ U, und zwar weisen wieder die kurzen Individuen lange Geißeln auf, die die Länge des Körpers stets bedeutend überragen; die langen Formen haben dagegen kürzere Geißeln.

34) A $1^1/_2$: Fast alle Spirillen lebend; es überwiegen die langen Formen von L = 12 μ, sie sind stets schlank und steil gewunden. Das Innere fast durchwegs voller Volutanskugeln, die besonders bei den langen Individuen oft ganz beträchtlichen Umfang erreichen, derart, daß 3—4 Kugeln den größten Teil der Zelle einnehmen (s. Fig. 22). Die Geißeln sind stets sehr lang mit 3—4 U.

3 Wochen alte Kulturen.

35) B 2 und B 3: Es hat sich kein Oberflächenhäutchen gebildet, jedoch eine geringe Verdichtung an der Oberfläche, die aber bei der geringsten Erschütterung des Röhrchens zu Boden sinkt. Die überwiegende Mehrzahl der Spirillen ist lebend und in lebhafter Bewegung; es sind durchweg längere und sehr schmale, steil gewundene Formen vorhanden. Die kürzesten sind 6 μ, sehr viele mit 15 μ; sie erreichen aber mitunter ganz enorme Längen mit 30, 60 bis zu 90 μ. Es handelt sich in diesem Falle natürlich immer um Ketten mehrerer Individuen. Die Spirillen sind zumeist voller Volutanskugeln, in B 3 im allgemeinen weniger als in B 2. Mitunter erreichen die Kugeln eine beträchtliche Größe, treten beinahe über die Membran heraus, und reihen sich perlschnurartig aneinander (s. Fig. 23). Vereinzelt kommen auch Formen vor, die etwa doppelt so dick sind wie die normalen Spirillen, die gewöhnlich aber sonst normale Gestalt aufweisen und ebenfalls mit Volutanskugeln vollgepfropft sind. Die Geißeln sind durchwegs sehr lang, von 15—22,5 μ mit 2—3 U. Sie erscheinen merkwürdigerweise stets sehr fein, und sind oft nur schwer zu erkennen. Es finden sich zahlreiche abgerissene Geißeln, die aber keine übermäßige Länge erreichen, überwiegend mit 2—3 U, selten 4 U.

Fig. 23.

36) G 1 von der Flüssigkeit: Es sind zumeist ganz kurze und dünne, 1,5—6 μ lange, stets mit Volutanskugeln angefüllte Individuen vorhanden; die Kugeln erreichen mitunter eine erhebliche Größe.

Vom Oberflächenhäutchen: Es sind überwiegend sehr lange Spirillen vorhanden mit 12—21 μ, stets mit vielen äußerst großen Volutanskugeln, die sich oft perlschnurartig aneinanderreihen und über die Membran hinauszutreten scheinen. Die Geißeln durchschnittlich länger als normal.

4 Wochen alte Kulturen.

37) B nml: Der Oberflächenbelag war schon bei der 8 Tage alten Kultur durch starkes Umschütteln zerstört worden. Es hatte sich kein neuer gebildet. Die Flüssigkeit ist ganz klar, am Boden ein weißlicher Satz. Es sind nicht viele, und stets nur äußerst kurze, 1,5—3, selten 4,5 μ lange Individuen vorhanden, und zwar überwiegend Doppelformen. Die ganz kurzen Spirillen sind kugelrund, die längeren ellipsoid- oder spindelförmig, stets mit großen Volutanskugeln. Sie haben äußerst lange und sehr feine Geißeln, die nur schwer erkennbar sind, 15—21 μ lang. Sie bewegen sich im allgemeinen nur langsam vorwärts. Es sind außerordentlich viele abgerissene, äußerst lange Geißeln zu sehen, durchschnittlich mit 4 U und 30 μ lang. An vielen Geißeln hängen kurze, schmale, abgestorbene Spirillen.

38) G 1: In der Flüssigkeit, die ganz klar ist, fast gar keine Bakterien, nur einzelne tote, die stets ganz kurz sind. Im Häutchen sind auch stets nur tote und überwiegend kurze, 4,5—9,5 μ lange Individuen, meist nur mit wenigen Körnchen, und schmale. Die Geißeln stets sehr lang. Vereinzelt findet man dickere Spirillen mit 2—3 großen Volutanskugeln, deren Inneres häufig plasmolysiert ist.

39) B 17: Es ist noch eine geringe Verdichtung an der Oberfläche vorhanden. Die Spirillen alle lebend, zum größten Teil kurz und mit nicht übermäßig großen Volutanskugeln. Nur sehr selten Involutionsformen.

Aus den soeben beschriebenen Untersuchungen läßt sich das folgende Ergebnis ableiten:

1) In reiner Nährbouillon bei 28° findet eine intensivere Vermehrung der Spirillen statt, als in der mit Gelatine oder Agar versetzten Bouillon; intensiver ferner als in B $^1/_2$, B $^1/_3$, B 2 oder B 3, ferner als bei B 17 und B 22.

Bei festen Nährböden findet aber ein um so intensiveres Wachstum statt, je wasserreicher sie sind.

2) Die Spirillen erscheinen um so kürzer und dicker, je wasserärmer der Nährboden ist, und umgekehrt nimmt die Länge und die Schlankheit der Individuen mit steigendem Wassergehalte zu.

3) Es herrscht keinerlei Parallelismus zwischen Vermehrungsintensität und Länge der Spirillen.

4) Die Körnchen und Volutanskugeln treten um so seltener und um so später im Entwickelungsgang der Spirillen auf, je wasserreicher der Nährboden ist.

5) Ein Oberflächenbelag bildet sich nur bei intensivem Wachstum (B nml., G 1).

6) Die Spirillen erscheinen um so mehr ausgebaucht (die Schrauben um so langsamer ansteigend), je zähflüssiger das Medium ist.

7) Degenerationserscheinungen (Involutionsformen) treten um so früher auf, je intensiver die Entwickelung der Spirillen in dem betreffenden Nährboden stattgefunden hat.

8) An den überlebenden Individuen nehmen die Volutanskugeln mit dem Alter der Kulturen an Umfang zu.

9) Mit zunehmendem Alter der Kultur macht sich auch das Bestreben der Spirillen, daß die Teilindividuen nach vollzogener Teilung noch aneinanderhaften bleiben, das Bestreben zur Kettenbildung in verstärktem Maße geltend.

10) Die Länge der Geißeln nimmt mit dem Alter der Spirillen zu. Demgemäß erscheinen die Geißeln durchwegs länger, je älter die Kultur ist. Mit zunehmendem Alter der Kultur wächst auch die Zahl der abgerissenen Geißeln.

Für die soeben angeführten Erscheinungen mögen die folgenden Erwägungen gelten:

Zu 1. Der Zusatz von Substanzen, welche die Viskosität des Mediums erhöhen, wie Gelatine und Agar, wirkt wie eine Verdünnung des Mediums. Die Entwickelung findet infolgedessen ebenso wie in den verdünnteren Nährmedien (B 2, B 3) nur mit geringerer Intensität statt, wie in B nml. Die Individuen erreichen längere Gestalt und die Volutanskugeln bilden sich erst bei einem späteren Zeitpunkt der Kultur aus.

Zu 2. Man könnte zu der Annahme kommen, daß die Zellen in Nährlösungen von geringer Konzentration wegen des geringen osmotischen Druckes derselben längere Gestalt erreichen. Doch müßte sich dieser Einfluß im selben Maße auch nach der Ausdehnung in der Dicke, ebenso wie nach der Länge bemerkbar machen. Dies ist aber, wie oben erwähnt wurde, nicht der Fall. Vielmehr erscheinen die Spirillen in Lösungen stärkerer Konzentration dicker als in solchen von geringerer Konzentration. Es muß also diesbezüglich wohl noch ein anderer Umstand mitwirken. (Möglicherweise spielen dabei gewisse Strukturelemente der Bakterienmembran, etwa Längsfibrillen, wie sie bei den Protozoen vorkommen, eine gewisse Rolle.)

Zu 3. In Lösungen stärkerer Konzentration findet geringe Vermehrung und langsames Wachstum der Spirillen statt, es kommen aber nur ganz kurze Formen vor, in Lösungen mittlerer (normaler) Konzentrationen herrscht rasche Vermehrung, und es erscheinen kurze oder mittellange Zellen, in Lösungen geringer Konzentration zeigt sich wieder geringe Vermehrung und man sieht lange Formen.

Zu 4. Nach den Untersuchungen von Migula (8, p. 80) gilt es als feststehend, daß das Innere des Bakterienkörpers in seinem frühesten Entwickelungsstadium zunächst aus einer homogenen flüssigen Masse besteht, in der mit zunehmendem Alter Körnchen und Hohlräume auftreten. Die letzteren sind mit Zellsaft angefüllt, ähnlich wie dies bei Pflanzenzellen der Fall ist. Die Volutanskugeln der Spirillen können also auch wohl als derartige Zellsaftvakuolen angesehen werden.

In Nährlösungen stärkerer Konzentration läuft der Entwickelungsgang der Bakterien bedeutend rascher ab, als in Medien von geringerer Konzentration. Daher erscheinen die Volutanskugeln im ersten Falle schon in ganz frischen (12 Stunden alten) Kulturen, während sie im letzteren Falle erst nach längerer Zeit bei einige Tage alten Kulturen auftreten.

Zu 5. Der Oberflächenbelag entsteht dadurch, daß die Spirillen bei intensivem Wachstum in der Flüssigkeit zu wenig Sauerstoff finden und sich daher gegen die Oberfläche drängen. Hier an der Oberfläche findet man dann vor allem die überlebenden älteren Formen, während die Spirillen, deren Entwickelungsgang beendigt ist, zu Boden sinken, so daß in der Flüssigkeit selbst nur wenig Individuen verbleiben, welche die Formen der ersten Entwickelungsstadien mit homogenem Inhalte zeigen. Im Oberflächenbelag, in dem eine ungeheuere Anhäufung von Bakterien stattfindet, verquellen die Membrane der aneinanderhaftenden Individuen im Laufe der Zeit, dieselben lösen sich allmählich auf und es bleibt nur mehr die Kahmhaut, die eine wabenförmige körnige Struktur besitzt. An den noch lebenden Individuen bildet sich dann ein starker Belag der Kahmhautsubstanzen, so daß dieselben (bei Dunkelfeldbeleuchtung) hellleuchtend erscheinen.

Zu 6. Die weitere Ausbauchung der Schraubengestalt der Spirillen in Medien von großer Viskosität ist wohl als Reaktion auf den größeren

Widerstand aufzufassen, den sie in solchen Medien bei der Bewegung erfahren.

Zu 7. Bezüglich des Entstehens der Involutionsformen gelten wohl die Betrachtungen, die A. Fischer in seinem Buche (13) anstellt, nämlich daß dieselben hervorgerufen werden durch den schädlichen Einfluß der Stoffwechselprodukte der Bakterien. Des weiteren geht aus den neuesten Untersuchungen dieses Forschers (14) hervor, daß ein gewisser Säuregehalt der Nährflüssigkeiten die Entstehung der Involutionsformen begünstigt oder vielleicht sogar überhaupt die Ursache derselben ist. Auf jeden Fall zeigen auch die vorliegenden Untersuchungen, daß die Involutionsformen um so früher auftreten, je intensiver die Vermehrung der Spirillen in der ersten Zeit stattgefunden hat, je mehr Stoffwechselprodukte sich in den Flüssigkeiten infolgedessen angehäuft haben, bezw. je mehr Säure gebildet wurde. Involutionsformen zeigen sich insbesondere auch sehr zahlreich in der Kahmhaut, dort, wo eben eine äußerst reichliche Anhäufung von Individuen stattfindet.

Zu 8. Auch bezüglich dieses Umstandes gilt es, daß besonders häufig Individuen mit großen Volutanskugeln in der Kahmhaut auftreten.

Zu 10. Was die Geißeln anbelangt, so zeigt sich ganz allgemein, daß dieselben in jungen Kulturen zunächst durchwegs kurz sind und mit dem Alter der Kultur, wenigstens solange die Bakterien sich noch in lebensfähigem Zustande befinden, ständig an Länge zunehmen. Auf der Oberfläche von Agarnährböden erscheinen die Geißeln in älteren Kulturen zwar stets länger als in ganz jungen, doch erreichen sie entsprechend dem Umstande, daß die Entwickelung der Bakterien hier bald beendet ist, und in 8 Tage alten Kulturen die meisten Individuen abgestorben sind, niemals jene enormen Längen, wie in flüssigen Nährmedien.

In flüssigen Medien dagegen nimmt die Länge der Geißeln ständig zu, solange die Bakterien noch lebend sind. Deshalb sieht man dort in älteren Kulturen durchwegs sehr lange Geißeln.

Die Geißeln bleiben auf festen Medien, auch in alten Kulturen zum größten Teil in fester Verbindung mit dem Bakterienkörper, sie werden also nicht abgeworfen, wie allgemein angenommen wird. In flüssigen Nährmedien dagegen erscheinen stets abgerissene Geißeln, deren Zahl mit dem Alter der Kultur zunimmt, und zwar sind es vor allem die enormen langen Geißeln, welche sich ablösen. Nun ist es klar, daß die Möglichkeit, daß die Geißel an irgendeinem Fremdkörper haften bleibt, sei dies nun an der Geißel oder dem Körper eines anderen Individuums, um so größer, je länger sie selbst ist. Auf diese Weise, nämlich durch Verhängen der Geißeln, dürfte es zumeist vorkommen, daß sie sich vom Körper loslösen. Darauf deutet auch der Umstand hin, daß man sehr oft Bündel mehrerer langer zusammenhängender Geißeln antrifft.

Der Umstand, daß lange Bakterien kurze Geißeln und kurze Bakterien zumeist lange Geißeln besitzen, läßt sich vielleicht auf folgende Weise erklären: Die langen Individuen könnte man als in Teilung befindliche Formen auffassen, bei denen die Querteilung noch nicht eingetreten ist. Es wäre aber dann noch nicht einzusehen, warum gerade sie kurze Geißeln haben sollten. Man könnte vielleicht eher noch annehmen, daß es sich in diesem Falle um verhältnismäßig junge Formen handelt, die aber infolge der günstigen Entwickelungsbedingungen über alle Maßen emporgeschossen sind. Diesem Umstande würde es entsprechen, daß die langen Formen, wie dies oben erwähnt wurde, vor

allem in ganz frischen Kulturen auftreten, in denen noch reichliche Nährstoffe und überhaupt günstige Wachstumsbedingungen vorhanden sind. Diese Formen haben zumeist eine kurze Lebensdauer. Sie gehen bald zugrunde und in älteren flüssigen Kulturen finden sie sich gar nicht mehr. Besonders deutlich tritt dies auch bei Proteus vulgaris in Erscheinung, von dessen langen Formen noch auf p. 72 die Rede sein wird. Dieselben bewegen sich auch in ganz frischen Kulturen nur sehr langsam, jedenfalls aber langsamer als die kürzeren Stäbchen und sie sterben im Präparate viel früher als die letzteren ab. In 48 Stunden alten Kulturen finden sie sich schon gar nicht mehr.

Die Lebensdauer der kurzen Formen dagegen ist vor allem in flüssigen Kulturen eine viel längere. Sie sind bei den Bakterienarten, welche keine Sporen ausbilden, gewissermaßen die Dauerformen.

Solange die Bakterien sich noch im lebensfähigen Zustande befinden, findet auch ein Wachstum statt. Am Körper läßt sich dies wohl nicht feststellen; denn seine Länge wird durch die Teilungsvorgänge immer wieder verändert. An den Geißeln kommt dies aber ganz deutlich zum Ausdruck. Sie erscheinen umso länger, je älter die Kultur ist, ein um so größeres Alter dementsprechend auch ein Teil der Bakterien aufweist. An den Geißeln kann man gewissermaßen das Alter der Bakterien erkennen.

Ein Einrollen der Geißeln konnte in normalen Medien niemals beobachtet werden. Stets zeigen die Geißeln in jungen, wie in alten Kulturen ihre normale Schraubenform. Nur in einer 2 Monate alten Kultur von B 3, in der bereits alle Individuen abgestorben waren, konnten ganz vereinzelt an den Spirillen ösenartige Anhängsel beobachtet werden, die jedenfalls eingerollte Geißeln darstellten. Dagegen konnten sehr häufig solche Geißelösen an Typhusbacillen im Kondenswasser von Serumkulturen beobachtet werden.

VIII. Die Geißeln der Vibrionen.

Bezüglich der Geißelbewegung der Vibrionen wurde im vorhergehenden Abschnitte bereits das Wesentlichste gesagt. Es wurde auch darauf hingewien, daß die Vibrionen die gröbsten Geißeln unter den Bakterien besitzen. Dies steht im Einklang mit dem Umstande, daß bei ihnen die Geißeln an dem einzelnen Individuum in der Regel nur in der Einzahl ausgebildet werden. Es muß daher die Geißel schon an und für sich eine ziemliche Dicke besitzen, um in der Flüssigkeit den nötigen Widerstand zu finden und den Körper vorwärts bewegen zu können.

Zur Beobachtung der Geißeln der Vibrionen müssen allerdings mehr als bei den Geißeln anderer Bakterien die günstigsten Vorbedingungen erfüllt sein:

Es sind dies intensive Lichtquellen (20—30-amp. Gleichstrombogenlampe), sorgfältigst gereinigte Objektträger und Deckgläser, Berücksichtigung der Deckglasdicke und Vermeidung einer zu großen Materialanhäufung im Präparate. Am besten treten die Geißeln in Erscheinung, wenn die Vibrionen auf Agarnährböden gezüchtet wurden, die kurz vorher verflüssigt und wieder zum Erstarren gebracht wurden, so daß sich auf der ganzen Agaroberfläche noch eine Kondenswasserschicht befindet. Um die Vibrionen in lebhafter Bewegung zu erhalten, darf man wegen ihrer intensiven Vermehrung nur ganz frische (bis zu 12 Stunden alte) Kulturen verwenden.

Es läßt sich jedoch bei den Geißeln der Vibrionen wenigstens nach den oberflächlichen diesbezüglich vorläufig vorliegenden Untersuchungen kein so weit gehender Einfluß des Mediums auf die Sichtbarmachung der Geißeln beobachten, wie bei den übrigen Bakterienarten, sowie insbeson-

dere bei den Spirillen. Man kann im allgemeinen sagen, daß die Geißeln in elektrolythaltigen sowohl als auch in kolloidhaltigen Medien, so z. B. auch in Bouillon, Nährgelatine, oder im Kondenswasser kaum, oder nur in kaum wahrnehmbarer Weise besser sichtbar werden, als dies z. B. im destillierten Wasser der Fall ist.

In Beizlösungen, z. B. in 0,8—0,08-proz. Aluminiumacetat- oder Aluminiumsulfatlösung, ferner in 1-proz. Cadmium-, oder in 0,05-proz. Goldchloridlösung tritt eine bedeutend ausgiebigere Darstellung der Geißeln ein. Dieselben erscheinen hier ebenso wie die Spirillengeißeln (s. p. 20) in körniger Struktur. Doch werden die Vibrionen in Lösungen, in denen die Geißeln noch gebeizt werden, ebenfalls abgetötet, während in Lösungen von geringerer Konzentration, in welchen die Bakterien weiterleben können, z. B. in 0,001-proz. Aluminiumacetatlösung, die Beizwirkung ausbleibt.

Die Geißel der Vibrionen besitzt im allgemeinen nur 1—2 volle Schraubenumgänge, oder höchstens deren 3, die Höhe eines Umganges beträgt 1,8 μ. Geißeln mit mehr als 3 Windungen, wie sie bei sämtlichen übrigen Bakterien vorkommen, konnten hier nicht beobachtet werden. Diese Erscheinung hängt ohne Zweifel damit zusammen, daß die Vibrionen sich infolge ihrer äußerst intensiven Vermehrungstätigkeit in den Kulturen nur verhältnismäßig kurze Zeit lebend erhalten. So erscheinen schon in 24 Stunden alten Kulturen die meisten Vibrionen leblos. Es wurde schon erwähnt, daß die Vibrionen meist nur eine Geißel an einem Pole besitzen. Nur selten trifft man an beiden Polen je eine Geißel an, noch seltener erscheinen 2 Geißeln an einem Pole. Diese Verhältnisse ändern sich in keiner Weise, wenn man die Geißeln mit 5-proz. Hämateïnlösung färbt. Es konnte in diesem Falle niemals eine Vermehrung bezw. ein Hinzutreten weiterer Geißeln beobachtet werden. Der Umstand, daß nur so selten Vibrionen mit je einer Geißel an beiden Polen vorkommen, ist sehr merkwürdig, wenn man die außerordentlich intensive Vermehrung in Betracht zieht, der zufolge man doch sehr häufig alle möglichen Teilungszustände wahrnehmen müßte, die vor allem auch durch häufiges Auftreten bipolarbegeißelter Individuen zum Ausdruck kommen müßte. Daß dies nicht der Fall ist, mag vielleicht darin seinen Grund haben, daß die Geißeln des Tochterindividuums erst kurz vor der Teilung und dann zunächst noch ganz kurz und kaum wahrnehmbar hervortritt. Auf jeden Fall tritt bei den Vibrionen viel weniger als bei den Spirillen das Bestreben der Kettenbildung zutage.

IX. Die Geißeln der Pseudomonasarten (Stäbchenbakterien mit polaren Geißeln).

Eingehender untersucht wurde Pseudomonas syncyanea (Bakt. der blauen Milch). Die Bewegungsverhältnisse dieser Bakterien wurden bereits bei der Besprechung der Bewegungserscheinungen polar begeißelter Bakterien behandelt. Da die Pseudomonaden polare Geißelbüschel besitzen, können bei ihnen im allgemeinen genau dieselben Vorgänge beobachtet werden, wie bei den Spirillen.

Die Geißeln sind hier noch etwas zarter als diejenigen von Spirillum volutans, sie werden zumeist unter denselben Bedingungen sichtbar, wie diese, wenn auch nicht immer so vollständig. Im destillierten Wasser sind die Geißeln nicht zu sehen, sie kommen aber in Elektrolytlösungen wenigstens an den lebenden Individuen zum Vorschein, ebenso in Bouillon und flüssiger Nährgelatine, am besten sind sie aber ohne Zweifel im Agarkondenswasser wahrzunehmen.

Die Geißeln sind ebenfalls in der Form rechtsgängiger Schraubenlinien gewunden. In Gestalt, Länge, Anzahl der Schraubengänge gleichen sie vielmehr den Geißeln der Bacillen, z. B. denjenigen der Typhusbacillen, als denjenigen der Spirillen, wie ja auch diese Bakterien in Gestalt und in den Ausmaßen des Körpers sich ganz den Bacillen anschließen. In 24 Stunden alten Agarkulturen besitzen die Geißeln der von der Oberfläche genommenen Bakterien zumeist zwei volle Schraubenumgänge, mitunter erreichen sie deren bis zu vier. Besonders im Kondenswasser einer solchen Kultur finden sich viele Bakterien mit langen Geißeln, außerdem kann man hier auch oft abgerissene Geißelstränge von abnormer Länge mit bis zu acht vollen Schraubengängen beobachten, wobei an derselben Geißel oft Stellen von verschiedener Dicke auftreten. Der letztere Umstand erklärt sich durch das Aneinanderhaften von Geißeln verschiedener Länge. Die Höhe eines einzelnen Schraubenganges beträgt an den in Ruhe befindlichen Geißeln $2^1/_4$ μ. Es ist bemerkenswert, daß die Geißeln der Pseudomonaden im Gegensatze zu denjenigen der Spirillen ihre normale Form fast stets beibehalten, so auch beim Entfalten der Büschel und beim Einschlagen der Geißeln um den Körper. Dies erklärt sich durch die größere Steifheit der Geißeln, die auch dadurch zum Ausdruck kommt, daß dieselben mitunter bei der Bewegung dem Körper vorangehen. Die Geißeln treten im allgemeinen in Büscheln an den Polen auf. In destilliertem Wasser durch Osmiumsäurezusatz zur Entfaltung gebracht und mit Hämateïn gefärbt, kann man an den Büscheln bis zu 8 Geißeln zählen. Wie bei den Spirillen, so kommen auch hier teilweise einpolig, teilweise beidpolig begeißelte Individuen vor, und dürfte bezüglich dieses Umstandes wohl auch hier das bei jener Art Gesagte gelten. Viel häufiger wie bei den Spirillen treten hier aber an den längeren Formen, die besonders im Kondenswasser häufig zu beobachten sind, Geißeln auch an den Quer- bezw. Teilungswänden auf, und mitunter sind bei den längeren Individuen selbst Geißeln an Stellen der Längswand wahrzunehmen, an denen noch keinerlei Einschnürung oder Querteilung angedeutet ist. Demgemäß könnte man zu der Auffassung gelangen, daß es sich bei dieser Bakterienart um eine Uebergangsform von polarbegeißelten zu peritrich begeißelten Bakterien handelt.

Die Bakterien dieser Art werden unter dem Einfluß des intensiven Lichtes rasch abgetötet, und wahrscheinlich infolge dieses Umstandes bekommt man hier mitunter Erscheinungen zu sehen, die man bei den Spirillen faßt nie beobachten kann. Es erscheint selbst bei der Bewegung an einzelnen Individuen das Geißelbüschel in zwei oder mehrere Teile gespalten, von denen sich jeder lebhaft bewegt. Körper und Geißel vollführen dabei starke Trichterbewegung.

X. Die Geißeln und die Bewegungserscheinungen bei den Bacillen.

1. Sichtbarmachung der Geißeln lebender Bacillen.

Bezüglich der Sichtbarmachung der Geißeln an lebenden Bacillen wurde schon eingangs im Abschnitte III auf p. 6 das Wesentlichste vermerkt. Es sei hier noch einiges über die Umstände angeführt, durch welche diese Sichtbarmachung herbeigeführt wird.

Wie schon erwähnt, sind die Geißeln der Bacillen weder im destillierten Wasser noch in Elektrolytlösung zu sehen. Sie treten aber in gewissen kolloidalen Lösungen, z. B. in Lösungen von Gelatine, Agar-Agar, Gummi arabicum und Pepton in Erscheinung.

Zum Studium der obwaltenden Verhältnisse eignen sich hier vornehmlich die Typhusbacillen, da sie verhältnismäßig grobe Geißeln besitzen. Bringt man Typhusbacillen von der Oberfläche einer frischen Agarkultur direkt in eine 10-proz. Lösung von arabischem Gummi oder in eine 1-proz. Peptonlösung, so sind die Geißeln nur an einer Minderzahl, der Individuen, in 10-proz. Peptonlösung dagegen schon bedeutend häufiger wahrzunehmen und zwar vor allem an den in rascher Bewegung befindlichen Bacillen. Es erscheint im allgemeinen an den Stäbchen je eine lange nach rückwärts gerichtete Geißel. In 1—2½-proz. Gelatinelösung, sowie in 0,2-proz. Agarlösung sind aber keine Geißeln zu sehen. Setzt man den Kolloidlösungen Elektrolyte hinzu, vermischt man sie in den oben angeführten Konzentrationen zu gleichen Teilen, z. B. mit 0,25—0,5-proz. Natriumphosphatlösung, so kommen die Geißeln an den beweglichen Bacillen ganz allgemein zum Vorschein. Es ergibt sich da die merkwürdige Tatsache, daß die Bacillengeißeln am besten in einigen der üblichen Nährlösungen zu sehen sind, und zwar im Agarkondenswasser und in Nährgelatine von 1-proz. Gelatinegehalt. Diese Medien enthalten die zur Sichtbarmachung der Geißeln nötigen Kolloide und Elektrolyte schon in der zweckentsprechendsten Zusammensetzung.

Man kann wohl annehmen, daß bei der Darstellung der Bacillengeißeln ähnliche Umstände maßgebend sind, wie bei derjenigen der Geißeln von Spirillum volutans. Hier wie dort spielt nämlich das Zusammenhaften einer gewissen Zahl von Einzelgeißeln zu dickeren Strängen, den sogenannten Zöpfen, eine wesentliche Rolle.

Daß bei den Bacillengeißeln ebenfalls eine Zopfbildung eintritt, das geht zunächst schon aus der Erscheinung hervor, daß man des öfteren Bacillen zu sehen bekommt mit Geißeln, die in ihrer Längserstreckung eine verschiedene Dicke aufweisen, und zwar derart, daß die Geißel vom Körper aus bis etwa zur Hälfte oder zu zwei Drittel ihrer Länge bedeutend dicker ist (Fig. 24), als in ihrem weiteren Verlaufe. Dies ist nur dadurch zu erklären, daß Geißeln von verschiedener Länge zusammenkleben, so daß eine längere Geißel, die allein natürlich dünner ist, als die Gesamtheit der Geißeln über die übrigen hinausragt. Tatsächlich kann man denn auch häufig beobachten, daß Teile der Geißelverbände sich loslösen, daß ein dicker Geißelstrang sich in zwei oder mehrere dünne Fäden spaltet. Und zwar spielt hier bei der Bildung der Zöpfe die Zähflüssigkeit des Mediums eine gewisse Rolle. In zähflüssigen Medien, z. B. in verflüssigter Nährgelatine von 5 Proz. Gelatinegehalt, erscheinen stets nur weniger und dickere Geißeln, als in der Lösung von geringerem Gelatinegehalt, oder als im Agarkondenswasser. Ja man kann das Entfalten der Geißeln durch Verdünnung des Mediums willkürlich hervorrufen. Läßt man z. B. bei einem Präparate, das mit zähflüssiger Nährgelatine hergestellt wurde, von der Seite her destilliertes Wasser oder Bouillon zufließen, so beobachtet man sofort an den Stellen, wo Verdünnung eingetreten ist, ein Entfalten der Geißelstränge, es treten hernach allgemein viel mehr und zartere Geißeln auf. Man kann unter den allergünstigsten Bedingungen auch bei Typhusbacillen ein vollständiges Entfalten der Geißelzöpfe wahrnehmen, so wie dies bei Spirillum volutans oft zu beobachten ist. Bei ganz reinem schwarzen Untergrunde und in ganz dünner Flüssigkeitsschicht (Agarkondenswasser) konnte beim allmählichen Austrocknen des Präparates die völlige Entfaltung der Geißeln der zur Ruhe gekommenen und am Objektträger ausgeschiedenen Bacillen verfolgt werden. Es traten allgemein an jedem einzelnen Individuum 8—10 äußerst zarte Geißeln auf. Doch ist es bei der großen Zartheit der Bacillengeißeln viel schwerer, die Entfaltung zur Darstellung zu bringen, als dies bei den Spirillen der Fall ist.

Fig. 24.

Die Sichtbarmachung der Bacillengeißeln wird aber ebensowenig wie diejenige der Geißeln von Spirillen durch die Zopfbildung allein bedingt. Dies geht daraus hervor, daß die Bacillengeißeln in 2½-proz. reiner Gelatinelösung, die eine ziemlich zähflüssige Konsistenz besitzt, und in der sicher eine starke Zopfbildung eintritt, nicht zu sehen sind.

Nun hat es sich bei den mit Spirillen durchgeführten im Abschnitt IV beschriebenen Versuchen herausgestellt, daß die im Aufschwemmungsmedium gelösten Substanzen eine Zustandsänderung des Geißelplasmas hervorrufen bezw. daß sie an den Geißeln adsorbiert werden. Dabei traten die diesbezüglichen Wirkungen bei Elektrolyten stärker hervor als bei Nichtelektrolyten. Bei den Bacillen erweisen sich die Elektrolyte an und für sich zum größten Teile ohne Wirkung auf die Geißeln. Erst in Gegenwart von Kolloiden tritt eine Darstellungswirkung ein. Man könnte infolgedessen diesbezüglich zu der folgenden Auffassung kommen: Bei den Bacillen gehen die Geißeln in gleichmäßiger Verteilung vom Körper aus, jedenfalls entspringen sie in bedeutend geringerer Anzahl von ein und derselben Stelle der Membran, als dies bei den Bakterien mit polaren Geißelbüscheln der Fall ist. Demnach tritt bei den ersteren bei der Bewegung auch nur geringere Zopfbildung ein, als bei den letzteren. Gelangen die Bacillen in kolloidale Lösungen, die eine ziemlich zähflüssige Konsistenz besitzen, dann erfolgt eine bedeutend

stärkere Zopfbildung. Bei kürzeren Bacillen vereinigen sich zumeist sämtliche Geißeln zu einem dicken Strange. Man hat dies gewissermaßen als eine Reaktion auf die steifere Konsistenz des Mediums aufzufassen; denn eine dickere Geißel wird den größeren Widerstand des Mediums leichter überwinden, sich besser durchschrauben können als eine dünne.

An den so verdickten Geißeln wird dann die Einwirkung der Elektrolyte, die bei den Spirillengeißeln festgestellt wurde, auch hier zum Vorschein kommen. Diese Wirkung dürfte noch verstärkt werden durch diejenige, welche, wie im vorhergehenden erwähnt wurde, bei den Bacillengeißeln in kolloidalen Lösungen schon an und für sich eintritt, und die auch als eine Art Adsorptionswirkung aufzufassen ist.

2. Gestalt der Geißeln.

Die Bacillengeißeln haben ebenso wie diejenigen der Spirillen die Gestalt von rechtsgewundenen Schraubenlinien, doch weisen jene stets eine viel größere Anzahl von Schraubengängen auf, als diese sie normalerweise besitzen. Geißeln mit 1—2 Windungen sind bei den Bacillen fast niemals zu beobachten, ebenso bekommt man sehr selten solche mit nur drei Windungen zu sehen. Durchschnittlich trifft man Geißeln mit 4—5 Windungen am meisten an, doch erscheinen auch häufig solche mit 6—7 Windungen, während abgerissene Geißeln oft bis zu 12 aufweisen.

Die Höhe eines Schraubenganges beträgt an in Ruhe befindlichen Geißeln bei Typhus 2,5 μ, bei Proteus 2 μ. Es ergibt sich daraus, daß die mittlere Länge der Geißeln (direkte Entfernung der beiden Endpunkte) bei Typhus 12,5 μ, bei Proteus 10 μ beträgt. Die Bacillengeißeln kommen auf diese Weise in ihrer Länge durchschnittlich den normalen Spirillengeißeln mit 10—12 μ gleich. Absolut aber übertreffen die ersteren an Länge die letzteren bedeutend. Denn der Durchmesser des Zylinders, um den die Geißel gewunden ist, beträgt bei Typhus etwa 1,5 μ, bei Spirillum volutans 3 μ. Daraus ergibt sich bei Typhus für eine Geißel von 5 Windungen eine absolute Länge von 26,5 μ (die absolute Länge einer Windung ist = 5,3 μ), bei Spirillum volutans für eine Geißel von einer Windung, deren Höhe = 9 μ ist, 13 μ und bei $1^1/_2$ Windungen (Höhe = 13,5 μ) 19,5 μ. Demgemäß übertrifft auch die Längserstreckung der Geißeln (der Abstand ihrer Endpunkte) bei den Bacillen durchschnittlich die normale Körperlänge (6—9 μ). An ein und demselben Stäbchen kommen sehr häufig verschieden lange Geißeln vor, so daß sowohl, wie oben erwähnt wurde, mitunter die Geißeln eines Zopfes von ungleicher Länge sind, als auch die einzelnen Zöpfe untereinander verschiedene Länge aufweisen [1]). Was die Länge der Geißeln in bezug zu derjenigen des Körpers anbelangt, so kann man ganz allgemein beobachten, daß Stäbchen von geringer Länge (4,5—6 μ) sowohl im Verhältnis zum Körper, als auch absolut sehr lange Geißeln besitzen, deren Länge diejenige des Körpers um das 2—3-fache übertrifft, bei Stäbchen von mittlerer Länge (6—9 μ) kommt die Geißellänge derjenigen des Körpers etwa gleich oder übertrifft sie nur um weniges. Die ganz langen Formen besitzen dagegen sowohl absolut als auch im Verhältnis zum Körper die kürzesten Geißeln [2]).

Die Geißelzöpfe erscheinen auch am selben Individuum sehr oft verschieden dick, was auf die verschieden große Zahl von Einzelgeißeln

---

1) Die Erklärung für diese Erscheinungen könnte man vielleicht in der Weise finden, daß beim Wachstum der Stäbchen vor der Teilung neue Geißeln entstehen, die natürlich zunächst kürzer sind als die alten bereits vorhandenen, und die mit diesen oder untereinander zu Zöpfen zusammentreten.

2) Dieser Umstand gilt hier ebenso wie bei den Spirillen, und es sei bezüglich seiner Erklärung auf die p. 65—66 gegebenen Darlegungen verwiesen.

bei den einzelnen Zöpfen zurückzuführen ist. Die Einzelgeißeln selbst dürften aber wohl stets die gleiche Dicke besitzen, ähnlich wie dies auch bei Spirillen der Fall ist. Dies bestätigen auch die Färbepräparate.

3. Die Bewegungserscheinungen bei den Bacillen.

Zur Beobachtung der Bewegungserscheinungen bei den Bacillen eignet sich am besten Typhus oder Proteus vulgaris, der erstere wegen seiner verhältnismäßig groben Geißeln, der letztere wegen seines unheueren Geißelreichtums. Betrachtet man in Bewegung befindliche Bacillen einer dieser beiden Arten, so erhält man im allgemeinen den Eindruck, daß sie bei der Vorwärtsbewegung keine vollständigen Drehungen, sondern ein bloßes Pendeln um die Längsachse vollführen. Die Geißeln erscheinen stets nach rückwärts gerichtet. An den kürzeren Stäbchen ist meist nur eine lange Geißel wahrzunehmen. Dieselbe schwingt in regelmäßiger Weise seitlich hin und her und der Körper schwingt im gleichen Takte, aber mit seinem hinteren Ende stets nach der entgegengesetzten Seite wie die Geißel ebenfalls hin und her. Auch wenn mehrere Geißeln zu sehen sind, ist ein derartiges taktmäßiges Hin- und Hergehen zu beobachten. Allerdings erscheint es in diesem Falle, als würden die Geißeln einen Kegelmantel umfahren, dessen Spitze im Ansatzpunkte der Geißeln am Körper gelegen ist und dessen Achse schräg nach ab- und rückwärts zu letzterem gestellt ist. Hat man es mit gebogenen Formen zu tun, so gelangt man zu der Auffassung, daß dieselben nicht nur seitlich hin- und herschwingen, sondern sich auch etwas um ihre Längsachse hin- und zurückdrehen, daß sie also um dieselbe gewissermaßen pendeln.

Nun wäre es allerdings nur schwer zu erklären, wodurch ein derartiges Pendeln zustande kommen würde. Man müßte denn annehmen, daß in dem Augenblicke, in dem die Drehung des Körpers in die entgegengesetzte umschlägt, auch die Geißeln im entgegengesetzten Sinne zu rotieren beginnen würden. Ein derartiges Verhalten der Geißeln erscheint aber sehr unwahrscheinlich. Auch ist es nicht denkbar, daß die Geißeln durch ihr seitliches Hin- und Herschwingen, falls sie dabei auch Kegelmäntel beschreiben würden, die durch ihre eigene Rotation bedingte Achsendrehung des Körpers aufheben könnten. Denn wie die auf den Körper einwirkenden Kräfte bezw. Drehpaare sich auch zusammensetzen und gegenseitig aufheben würden, so müßte doch stets ein Ueberwiegen der Wirkung in der Richtung derjenigen Kräfte verbleiben, die, stets im gleichen Sinne wirkend, die Achsendrehung des Körpers hervorrufen sollten. Wenn man auch schließlich annehmen könnte, daß z. B. Geißeln zu einem Zopfe verflochten werden, die von verschiedenen Stellen des Körpers, und zwar sowohl von der oberen und unteren Seite, als auch von mittleren Partieen benachbarter Querzonen ausgehen, und daß dieselben beim Hin- und Herschwingen einen gewissen Zug auf den Körper ausüben und ihn dadurch vielleicht um seine Längsachse hin- und zurückdrehen würden, während die durch die Geißelrotation bedingte Achsendrehung des Körpers infolge irgendeines Umstandes aufgehoben sein würde, so würde diese Annahme doch hinfällig werden, durch den Umstand, daß bei den Stäbchen mit einer Mehrzahl von Geißeln stets ein Teil derselben sich nach der entgegengesetzten Seite bewegt, wie die anderen, und trotzdem ein Pendeln des Körpers um die Längsachse stattzufinden scheint.

Auch hier kann die Entscheidung der tatsächlichen Verhältnisse nur durch die Beobachtung der in langsamer Bewegung befindlichen Indi-

viduen getroffen werden. Für den vorliegenden Zweck eignet sich am vorteilhaftesten die Beobachtung der langen Formen, die Proteus vulgaris unter Umständen ausbildet. Dieselben bewegen sich zumeist nur ganz langsam und bedächtig dahin, so daß man jede einzelne Phase ihrer Bewegung bequem zu verfolgen imstande ist, und außerdem sind sie zumeist etwas gebogen, wodurch die richtige Beurteilung ihrer Bewegungen sehr erleichtert wird.

Proteus entwickelt bekanntlich eine außerordentlich starke Wachstums- und Vermehrungsintensifät und er überwuchert die Oberfläche fester Nährböden vollständig. Um in der Kultur möglichst viele lange Individuen zu erhalten, muß man nach Zettnows Angabe beim Anlegen derselben folgendermaßen verfahren: Man überträgt mit Hilfe eines Platindrahtes etwas Bakterienmaterial auf einen schrägen Agarnährboden in der Weise, daß man mit der Spitze des Drahtes einmal in einem Striche an einer Seite der Oberfläche (der rechten oder der linken) entlang fährt, ohne jedoch das Kondenswasser zu berühren. Es ist von Vorteil, wasserreiche Nährböden in Anwendung zu ziehen, z. B. solche, die mit der anderthalbfachen der gewöhnlichen Flüssigkeitsmenge angesetzt wurden. Nach etwa 12-stündigem Verweilen der Kultur im Brutschranke bei 28° C hat sich auf der ganzen Oberfläche des Nährbodens ein weißlicher Bakterienbelag gebildet. Desgleichen erscheint das Kondenswasser schwach getrübt. Es finden sich dann besonders auf jeder Seite der Oberfläche, auf welche kein Bakterienmaterial übertragen wurde, und an welcher die Entwickelung der Bakterien noch jüngeren Datums ist, zahlreiche lange Formen, ebenso trifft man ihrer viele im Kondenswaser an.

Zur Beobachtung bringt man auf einen gut gereinigten Objektträger einen nicht allzu großen Tropfen sterilen Kondenswassers oder flüssiger Nährgelatine. Man entnimmt hierauf mit einem Platindrahte etwas Bakterienmaterial von der Oberfläche oder vom Kondenswasser der Kultur und überträgt eine Spur davon in den Tropfen derart, daß man diesen mit der Spitze des Drahtes eben nur berührt. Man kann dann direkt auf den Tropfen ein Deckglas stülpen und man wird am Rande des Präparates stets Stellen finden, an denen die Bakterien nur in geringer Zahl vorhanden sind, so daß man jedes einzelne Individuum leicht verfolgen kann. Erscheinen die Bakterien nur wenig beweglich, so verfährt man zunächst genau so, wie eben angegeben wurde, hält sich jedoch noch eine Platinöse mit sterilem Kondenswasser bereit und vermischt deren Inhalt mit der Aufschwemmung am Objektträger. Man erhält dann eine stärkere Beweglichkeit der Bakterien im Präparate. Von Wichtigkeit für die Beweglichkeit der Bakterien ist auch der Umstand, daß die Kultur nicht unter Zimmertemperatur abgekühlt wird.

An den langen gebogenen Formen erkennt man nun ganz deutlich, daß sie volle Rotation ausführen, und zwar stets links herum, ebenso wie die übrigen Bakterien. Die Geißeln, die von allen möglichen Stellen der Längswand entspringen und in Bezug zur Körperachse nach allen Seiten hin verlaufen, sind stets nach rückwärts gerichtet und machen die Drehung des Körpers mit. Es ergibt sich daraus, daß die obigen Erscheinungen vom Pendeln des Körpers und vom Hin- und Herschwingen der Geißeln auf einer optischen Täuschung beruhen. Allerdings vermeint man auch bei den langen Proteus-Formen an den von mittleren Stellen der Längswand ausgehenden Geißeln im allgemeinen kein deutliches Herumdrehen um den Körper wahrzunehmen. Es erscheint vielmehr, daß die Geißeln stets unterhalb des Körpers verbleiben und dort Kegelmäntel umfahren. Aber an den weiter rückwärts entspringenden Geißeln, die über das Körperende hinausragen, beobachtet man ganz deutlich, wie sie im selben Sinne, in dem die Körperdrehung erfolgt, emporsteigen und sich wieder senken. Ebenso läßt sich zu jeder Zeit an Individuen, denen irgendein Fremdkörper, z. B. andere Stäbchen, ankleben, wahrnehmen, daß sie vollständige Linksdrehungen ausführen. Genau dieselben Beobachtungen kann man auch an solchen mit Fremdkörpern behafteten Typhusbacillen machen, oder an gebogenen Formen dieser Art, wenn sie sich nur langsam bewegen. Die Erklärung für die Bewegungsart der Bacillen fällt nun auch nicht mehr schwer.

Es sei zunächst hervorgehoben, daß man niemals weder an den lebenden, noch an den mit Hämatein gefärbten Bacillen polare Geißeln wahrnehmen kann, die letzteren gehen vielmehr stets nur von Stellen der Längswand aus. Sie sind stets schraubenförmig gewunden und sie vollführen bei der Bewegung stets volle Rotation, und zwar im allgemeinen wohl rechts herum (von rückwärts gesehen)[1]). Daraus ergibt sich, daß die Auffassung, die Migula (8, p. 111) bezüglich der Geißelbewegung der Bacillen entwickelt, nicht angängig ist. (Migula nimmt an, daß die Bacillen polare und Seitengeißeln besitzen. Nur die ersteren seien schraubenförmig gewunden und rotieren. Sie bedingen die Drehung des Körpers um seine Längsachse. Die letzteren dagegen haben Wellenform und ihre Kontraktionen finden nur in einer Ebene statt.)

Betrachtet man zunächst ein Individuum mit einem einzigen Geißelzopfe, der von irgendeiner Stelle der Längswand ausgeht, so ist es ganz klar, daß die Geißel infolge ihrer rechtsgängigen Schraubenform und infolge ihrer Rechtsrotation, gleichgültig, welche Stellung sie auch zum Körper einnimmt, eine Drehung des letzteren um die Schraubenachse links herum hervorrufen wird. Bezüglich des Zustandekommens dieser Drehung und der weiteren Einwirkungen der Geißel auf den Körper müssen dieselben Betrachtungen gelten, wie sie im Abschnitte VI für die polarbegeißelten Bakterien angestellt worden sind. Auch hier lassen sich an der Geißel die parallel und entgegengesetzt gerichteten gleich großen Querkomponenten (die zur Geißelschraubenachse senkrecht wirkenden Komponenten), deren Angriffspunkte um eine halbe Schraubenganghöhe voneinander abstehen, zu Kräftepaaren zusammensetzen. Ebenso lassen sich für die alleinstehenden Querkomponenten (für welche eine zweite Kraft zur Bildung eines Drehpaares nicht vorhanden ist) durch die Hilfskonstruktion Kräftepaare ableiten, wobei noch eine an der Körpermitte einsetzende seitliche Kraft übrig bleibt. Alle Kräftepaare lassen sich wieder in den Körper verlegen und zu einer Resultierenden zusammensetzen. Diese wird in zwei Komponenten zerlegt, von denen die eine, deren Achse in die Achse der Geißelschraube fällt und dementsprechend Drehung um diese Achse bewirkt, während die andere Komponente eine Trichterbewegung des Körpers hervorruft.

Betrachtet man den Verlauf der Trichterbewegung zusammen mit der Drehung des Körpers um die Achse der Geißelschraube, dann wird, wenn die Lage der Geißel im ersten Augenblicke parallel zur Körperachse angenommen wird und die Geißel an der unteren Körperseite entspringt, der Körper sich um die Geißel als Achse nach links drehen (s. Fig. 25 a und b) und infolge der Trichterbewegung beispielsweise veranlaßt werden, sich mit dem hinteren Ende *h* nach links, mit dem vorderen Ende *v* nach rechts zu bewegen (Fig. 25 c). Im nächsten Augenblicke, wenn der Körper infolge der Drehbewegung etwa gerade unterhalb die Geißel zu liegen kommt (Fig. 25 d), müßte sein hinteres Ende gehoben und sein vorderes gesenkt werden. Er wird also wieder ganz nahe an die Geißel zu liegen kommen. Nach einer weiteren Viertelphase der Bewegung wird der Körper rechts von der Geißel stehen und sein hinteres Ende nach rechts,

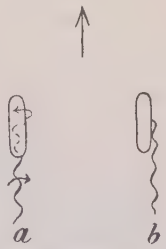


Fig. 25.

1) An den in Bewegung befindlichen Bacillen erhält man die Auffassung, daß die Geißeln in Büscheln von gewissen Punkten der Längswand ausgehen. Durch diesen Umstand würde sich auch die leichte Zopfbildung der Bacillen erklären.

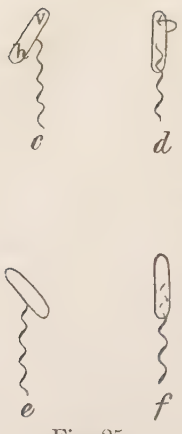


Fig. 25.

das vordere nach links getrieben werden (Fig. 25 e). Nach dem nächsten Phasenviertel wird er wieder oberhalb der Geißel zu liegen kommen, sein hinteres Ende aber gesenkt, das vordere gehoben werden, so daß er der Geißel wieder knapp anliegt, so wie in der Ausgangslage (Fig. 25 f).

Aus dieser Betrachtung geht deutlich hervor, daß man tatsächlich infolge der Uebereinanderlagerung der beiden Bewegungsvorgänge außerordentlich leicht den Eindruck erhalten kann, als schwinge der Körper um den Geißelansatzpunkt seitlich hin und her und als weiche die Geißel stets nach der entgegengesetzten Seite aus. Man erhält so das Bild jener schwankenden Bewegung, die man insbesondere an kurzen Formen von Typhus, die nur mit einer Geißel versehen sind, unzählige Male zu sehen bekommt.

Zu dieser Bewegung kommt dann wohl zumeist noch eine Seitenverschiebung des Körpers infolge der an der Körpermitte einsetzenden Seitenkraft, die bei Geißeln entsteht, welche keine volle Zahl von Schraubengängen besitzen. Dadurch werden alle möglichen Bewegungserscheinungen entstehen, und zwar wird man beobachten, daß je nach der Lage des Ansatzpunktes der Geißeln die letzteren sich nach der entgegengesetzten Seite bewegen wie das hintere Körperende, oder umgekehrt. Dabei wird die Geißel in ihrer Lage um so mehr von der Bahn der Vorwärtsbewegung abweichen, je mehr sie von der Körpermitte absteht, da sie ja die Trichterbewegung des Körpers mitmachen muß. Befindet sich z. B. die Geißel näher dem rückwärtigen Körperende, dann wird ihr Ansatzpunkt in der ersten der oben p. 73—74 in Betracht gezogenen Lagen derart mitgenommen werden, daß ein Bild entsteht, als schwinge die Geißel nach rechts und der Körper nach links (s. Fig. 26 a). Ebenso wird nach Ablauf einer halben Phase in Lage 3 die Erscheinung zutage treten, als wenn der Körper nach rechts, die Geißel nach links zur Seite schwingen würde (Fig. 26 b), Bilder, die man sehr häufig zu sehen bekommt. Die Beobachtung lehrt, daß fast stets Geißel und Körper, wenn auch nicht so stark, wie es hier gezeichnet wurde, in ähnlicher Weise nach entgegengesetzten Seiten um die Bahn der Vorwärtsbewegung hin- und herschwanken. Seltener nimmt man wahr, daß Geißel und Körper sich gleichzeitig im gleichen Sinne zur Seite bewegen und einander beinahe parallel bleiben, wie dies der Fall sein muß, wenn die Geißel näher dem vorderen Ende entspringt. Es ergibt sich daraus, daß die Geißeln im allgemeinen mehr von rückwärtigen Körperpunkten ihren Ausgang nehmen, d. h. der Pol, an dem Wachstum stattfindet, ist meist nach vorn gerichtet. Es ergibt sich auch hier wieder, wie dies schon bei Besprechung der Bewegungserscheinungen polarbegeißelter Bakterien hervorgehoben wurde, daß in dem Falle, in dem die Achse der Geißelschraube nicht in die Verlängerung der Körperachse fällt, sondern mit dieser einen gewissen Winkel einschließt, die Trichterbewegung des Körpers bald verstärkt (in $^3/_4$ der Fälle) bald verringert wird. Und zwar wird dies wie dort abhängen vom gegenseitigen Phasenzustand der Rotation und der Trichterbewegung der Geißel.

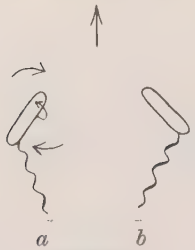


Fig. 26.

Gehen aber zwei Geißelzöpfe von zwei verschiedenen Stellen der

Längswand des Körpers aus, etwa von 2 diametral gegenüberliegenden Stellen ein und derselben Querzone, dann muß der Körper in jedem Augenblicke gleichzeitig den von beiden Geißeln auf ihn ausgeübten Einwirkungen Folge leisten. Man hat dann einfach wieder die entsprechenden Drehpaarkomponenten zusammenzusetzen. Nimmt man an, daß die beiden Geißeln sich beispielsweise in derselben Horizontalebene befinden, und mit dem Körper gleichgerichtet sind, also an ihm entlang nach rückwärts verlaufen (s. Fig. 27), und betrachtet man die Einwirkung der beiden Geißeln nacheinander, dann wird der Körper z. B. infolge der Einwirkung der linken Geißel sich zunächst um diese als Achse links herum drehen, so daß er bald über die Geißel zu liegen kommt (Fig. 27 b). Die rechte Geißel muß diese Drehung des Körpers mitmachen. Ebenso wird der Körper sich auch um die rechte Geißel als Achse drehen, so daß er rechts von ihr zu liegen kommt, während die ursprünglich linke Geißel diese Bewegung mitmacht (Fig. 27 c). Das Ergebnis der Einwirkung beider Geißeln wird also in einer Weise ein Drehen des Körpers um seine Längsachse sein, welche die Geißeln mitmachen müssen, so daß sie gewissermaßen um ihn herumwandern. Zu dieser Achsendrehung des Körpers kommt dann natürlich noch die Trichterbewegung hinzu. Dieselbe wird in verschieden starker Weise zur Geltung kommen, je nach der Länge der Geißeln, ob dieselben gerade eine volle Anzahl von Windungen besitzen, ferner je nach dem gegenseitigen Phasenzustande der Geißelrotation.

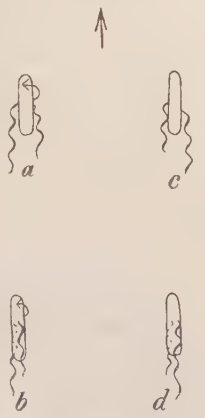


Fig. 27.

Es kann also z. B. der Fall vorkommen, daß bei gleicher Geißellänge die gegenseitigen Einwirkungen bezüglich der Trichterbewegung sich vollkommen aufheben. Dann muß der Körper ruhig um seine Längsachse rotierend ohne jedes Schwanken sich vorwärts bewegen. Dieser Vorgang ist wohl mitunter auch zu beobachten. Zumeist findet aber ein mehr oder minder starkes Schwanken des Körpers, eine mehr oder minder stark ausgesprochene Trichterbewegung statt. Die Geißeln gehen dabei zumeist nicht von der gleichen, sondern von verschiedenen Querzonen des Körpers aus, so daß die eine näher dem vorderen, die andere näher dem hinteren Ende entspringt (s. Fig. 28).

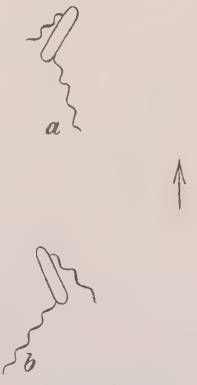


Fig. 28.

Es ist ganz klar, daß sich genau dieselben Verhältnisse ergeben werden, wenn drei oder eine größere Anzahl von Geißeln vom Körper ausgehen. Jede derselben wird einen entsprechenden Beitrag zur Achsendrehung und zur Trichterbewegung des Körpers liefern, die sich alle entsprechend zusammensetzen. Bei sehr langen Stäben, so wie sie Proteus ausbildet, findet zumeist nur ein geringes seitliches Abweichen von der Bahn der Vorwärtsbewegung statt. Dies ist erklärlich, denn vermag eine einzelne Geißel infolge des großen Trägheitsmomentes des Körpers auf ihn nur eine verhältnismäßig schwache Wirkung hervorzubringen, so werden die Bewegungsmomente der oft in ungeheurer Zahl von derartigen Bakterien ausgehenden Geißeln zumeist nach ganz verschiedenen Richtungen wirken und sich infolgedessen gegenseitig beinahe aufheben.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß sich auch bei den Bacillen ähnliche Erscheinungen bezüglich der Form der Geißel wahrnehmen lassen, wie dies bei den Spirillen angeführt worden ist. Auch hier erscheint die Geißel um so flacher und länger gestreckt, je rascher die Bewegung von statten geht. Die normale Schraubenform, deren Ausmaße im vorhergehenden angegeben worden sind, tritt erst bei langsamer Bewegung oder beim völligen Einstellen der Bewegung zutage. Ebenso kommt auch die Trichterbewegung bei Verlangsamung der Vorwärtsbewegung bedeutend mehr zur Geltung. Je langsamer die Stäbchen sich vorwärts bewegen, desto mehr schwanken sie zur Seite hin und her, so daß schließlich der Körper unter einen Winkel von 90° zur Bahn der Vorwärtsbewegung zu stehen kommt und sich schließlich um 180° herum in die entgegengesetzte Lage dreht. Die Bewegung geht in diesem Falle dabei immer nur absatzweise von statten. Es findet eine Zeitlang Geradeausbewegung statt unter mühsamem Hin- und Herwinden bald nach der einen, bald nach der anderen Seite, bis dann schließlich der Körper die senkrechte Lage erreicht und sich schließlich ganz herumdreht. Danach tritt zumeist eine kleine Pause ein, und das Spiel beginnt von neuem. Oft auch kommt es vor, daß der Körper, wenn er dabei in eine zur Geißel senkrechte Lage gerät, eine Zeitlang in dieser Lage um die Geißel als Achse rotiert. Oft ist ein eigentümliches Kollern des Körpers wahrzunehmen, derart, daß er sich mehrere Male hintereinander jeweils um das nach einer bestimmten Richtung gelegene Ende um 180° herumdreht, so daß er immer in die Verlängerung seiner ursprünglichen Lage zu stehen kommt. Man faßt diese Erscheinungen, die stets beim allmählichen Einstellen der Bewegung der Bacillen in älteren Präparaten zu beobachten sind, unter dem Namen Fischwerfen zusammen, denn es findet hier ein ebenso unstetes Hin- und Herwerfen des Körpers statt, wie dies bei Fischen wahrzunehmen ist, die auf trockenen Boden gebracht werden. Dabei findet zumeist ein mehr oder minder vollständiges Entfalten der Geißelzöpfe statt. Alle diese Vorgänge erklären sich aus dem Umstande, daß infolge der geringen Drehbewegung und der weiteren Ausbauchung der Geißel die Trichterbewegung überhand nimmt.

Was das Umkehren der Bewegungsrichtung bei den Bacillen anbelangt, so geht dasselbe, da eine Bewegung mit nach vorn gerichteten Geißeln niemals beobachtet wurde, die Geißeln also stets im selben Sinne rotieren müssen, niemals so rasch von statten, wie bei den polarbegeißelten Bakterien. Es muß vielmehr behufs Umkehren der Bewegungsrichtung die Bewegung erst einen Augenblick ganz aussetzen, dann werden alle Geißeln zugleich oder nur ein dickerer Geißelstrang allein nach vorn gestellt und in Betätigung versetzt (s. Fig. 29), worauf die Bewegung des Körpers in der entgegengesetzten Richtung wie vorher weitergeführt wird, ohne daß der Körper seine Lage verändert, und jene Geißeln, die gegebenenfalls nicht gleich nach der anderen Seite gestellt worden waren, mitgenommen werden und dann ebenfalls zu rotieren beginnen. Mitunter kommt es auch vor, besonders dann, wenn alle Geißeln zu gleicher Zeit in die entgegengesetzte Richtung gekehrt werden und dabei noch in Rotation verharren, daß die Geißeln

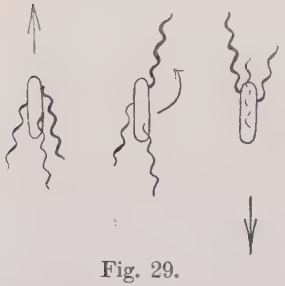


Fig. 29.

sich in einem Sinne um 180° drehen, während zugleich der Körper im entgegengesetzten Sinne eine ebensolche Drehung vollführt (Fig. 30).

Fig. 30.

Bei den längeren Formen, so wie sie Proteus vulgaris ausbildet, findet vor dem vollständigen Einstellen der Bewegung kein Fischwerfen statt, wohl aber wird die Drehbewegung des Körpers schon einige Augenblicke, bevor der letztere vollkommen zur Ruhe kommt, aufgehoben. Die Geißeln arbeiten dann bedeutend langsamer, sie bleiben aber noch in der Lage, in der sie sich zuletzt bei rascher Bewegung befunden haben, nämlich schräg nach rückwärts vom Körper abstehend und der Körper gleitet noch eine Weile geradeaus vorwärts. Man kann an solchen Individuen mit großer Deutlichkeit wahrnehmen, wie die schraubig gewellten Geißeln rotieren bezw. von Kontraktionen durchzogen werden. Es ist, als würden die Geißel entlang vom Körper aus gegen die Spitze zu kurze, aufeinanderfolgende Impulse dahineilen. Die Geißeln werden dabei aber auch immer etwas seitlich hin und her bewegt, und infolgedessen wird auch der Körper etwas seitlich in Bewegung versetzt. Da diese Bewegungsimpulse auf den Körper von allen möglichen Seiten aus nach verschiedenen Richtungen wirken, so gerät derselbe dadurch in jenes eigentümliche Zittern, welches schon Migula beobachtet hat und in seinem System der Bakterien. Bd. I. p. 112 beschreibt. Aber eigentlich ist nicht das seitliche Hin- und Herschwingen der Geißeln das Primäre, sondern man hat sich vielmehr vorzustellen, daß durch die allerdings nur langsame Rotation der Geißeln nur geringe Drehmomente und Kräfte auf den Körper ausgeübt werden, die zu schwach sind, um ihn in Drehung zu versetzen. Nur die in die Längsrichtung des Körpers fallenden Komponenten vereinigen sich und bewirken die schwache Vorwärtsbewegung, die seitlichen Komponenten aber verursachen das Zittern des Körpers, und bei dieser Seitenbewegung werden natürlich auch die Geißeln mitgenommen und scheinen infolgedessen selbst seitliche Bewegungen auszuführen. Das Dahingleiten des Körpers dauert nicht lange an; denn es werden bald einzelne Geißeln nach vorne und zur Seite gestellt, so daß sie den übrigen Geißeln entgegenwirken. Wenn die Bewegung schließlich vollständig erlischt, dann erscheinen die Geißeln nach allen Seiten vom Körper weggestreckt, und zwar zumeist die mehr vorn befindlichen Geißeln nach vorne, die von rückwärts entspringenden nach hinten, die mittleren Geißeln zur Seite. In einem derartigen Zustande bekommt man die Bakterien auch sehr häufig in den Färbepräparaten zu sehen. Die Erklärung ergibt sich dafür ganz einfach aus den eben geschilderten Vorgängen beim allmählichen Absterben der Bacillen, so wie dieses ja auch beim Eintrocknen des Präparates eintreten muß. Bei der Bewegung aber — und darauf sei noch ausdrücklich hingewiesen — sind die Geißeln der Bacillen jederzeit nur nach rückwärts gestellt.

XI. Die Bewegung und die Geißeln bei den Sarcinen.

Untersucht wurde Sarcina mobilis Schaudinni und Sarcina Haeckeli. Die beiden Arten, die einander sehr ähnlich sind, zeigen dieselben Erscheinungen. Die Sarcinen sind fast stets zu Paketen vereinigt. Bei der Bewegung sind nur die Geißelzöpfe, niemals die Einzel-

geißeln zu sehen. Denn die letzteren sind auch viel zu zart, als daß sie zur Wahrnehmung kommen könnten. Diese Zöpfe sind durchschnittlich 12—18 μ lang (in direkter Entfernung von einem zum anderen Ende gerechnet). Im allgemeinen geht von jedem Teilindividuum der Pakete je ein Geißelzopf aus. Die Geißeln besitzen die Gestalt von rechtsgängigen Schraubenlinien, bei der Bewegung rotieren sie rechts herum. An abgestorbenen Individuen sind die Schraubenwindungen bald enger, bald weiter. Die Höhe eines Schraubenganges beträgt zumeist 3 μ, mitunter aber auch nur 2 μ oder 1,8 μ.

In frischen Präparaten findet energische Vorwärtsbewegung statt. Dabei sind die Geißeln stets nach rückwärts gerichtet, und sie arbeiten untereinander ziemlich gleichmäßig, so daß sie sich in ihren Wirkungen gegenseitig unterstützen. Dabei rotieren die Pakete im allgemeinen links herum (von hinten gesehen = entgegen dem Uhrzeigersinne) um eine etwa in die Mitte des Paketes fallende Achse. Doch wechselt bei rascher Vorwärtsbewegung die Drehungsachse sehr oft ihre Lage im Paket, sie fällt bald mit der Richtung der größten, bald mit der der geringsten Ausdehnung des Paketes zusammen, bald mit irgendeiner anderen Richtung. Die Geißeln machen naturgemäß die Drehbewegung der Pakete bezw. der Teilindividuen, von denen sie entspringen, mit.

Sowie sich aber die Bewegung der Sarcinen verlangsamt, stellt sich ein unaufhörliches Aendern der Drehungsachse ein. Die Pakete kollern dann gewissermaßen herum, sie drehen sich ruckweise, bald links, bald rechts herum, bald um eine horizontale oder vertikale, bald um eine anders orientierte Achse. Es findet dann keine rechte Vorwärtsbewegung mehr statt, sondern bloß ein unstetes Hin- und Herrollen, bald nach dieser, bald nach jener Richtung hin. Diese Erscheinung erklärt sich durch das ungleichmäßige Zusammenarbeiten der Geißeln der verschiedenen Teilpakete, die dabei häufig nach vorn gespreizt werden, so daß sie oft in entgegengesetzter Weise wirken und die Bewegung für Augenblicke ganz unterbleibt, sowie durch die auch bei dieser Bakterienart bei langsamer Bewegung im stärkeren Maße einsetzende Trichterbewegung.

Nur sehr selten kann man in Bewegung befindliche Einzelindividuen sehen. Ihre Bewegung ist regelmäßig nach einer Richtung hin fortschreitend unter Drehung des Körpers, ähnlich wie bei polarbegeißelten Bakterien.

XII. Die Geißeln und die Bewegung der Spirochäten.

Bei den beiden untersuchten Spirochätenarten, nämlich bei Rekurrens- und bei Hühnerspirochäten (Sp. gallinarum) konnten, wie schon erwähnt, die Geißeln im Dunkelfelde gesehen werden. Doch sind niemals bei allen Individuen Geißeln wahrzunehmen. Direkt im Blute betrachtet, treten sie nur verhältnismäßig selten in Erscheinung. Viel häufiger sind sie zu sehen, wenn man das Blut mit Bouillon oder flüssiger Nährgelatine verdünnt. Sind die Spirochäten lebhaft beweglich, so scheint es, daß die Geißeln anfangs seltener und erst nach einiger Zeit zahlreicher auftreten.

Man kann an den Spirochäten zweierlei Arten von Endfortsätzen wahrnehmen:

1) Verhältnismäßig starre, stets schraubig gewundene Fäden, die ihre Gestalt stets beibehalten. Sie nehmen ihren Verlauf sowohl bei der Bewegung, als auch an den ruhenden Spirochäten stets in der Fortsetzung des Körpers, und ihre Gestalt stimmt bis auf die Querdimen-

sionen genau mit derjenigen des letzteren überein. Ihre Länge schwankt zwischen 1—8 vollen Schraubengängen, und zwar kommen ganz verschieden lange Geißeln auch an Spirochäten von ganz verschiedener Länge vor. Diese Organe sind wohl als echte Geißeln anzusprechen.

2) Daneben kommen sehr oft bedeutend zartere Fäden an den Enden vor, die keine feste Gestalt aufweisen. Ihre Länge ist außerordentlich verschieden. Sie treten folgendermaßen in Erscheinung: Bewegt sich eine Spirochäte nach einer gewissen Richtung hin, dann kommt an ihrem hinteren Ende ein gerade gestreckter dünner Faden zum Vorschein, der eine Zeitlang an Länge zunimmt, je weiter sich die Spirochäte vorwärts bewegt, bis er dann, wenn er gewissermaßen ganz abgewickelt ist, einfach nachgezogen wird. Er behält im allgemeinen gerade Gestalt bei. Kehrt die Spirochäte dann ihre Bewegung nach der entgegengesetzten Richtung um, so wird dieser Faden wieder um den Körper aufgewickelt, und häufig erscheint ein anderer Faden am entgegengesetzten Körperende. Diese Fäden erreichen oft eine ganz beträchtliche Länge, sie sind oft 3—4-mal so lang wie der Körper, mitunter erscheinen aber auch nur ganz kurze Fäden. Sehr selten kommt es vor, daß neben einer der oben beschriebenen echten Geißeln noch ein derartiger Faden auftritt, er nimmt dann von dem freien Geißelende seinen Ausgang. Man kann diese Fäden vielleicht als Ektoplasmafortsätze bezw. als Teilungsrückstände ansehen.

Der Umstand, daß die echten Geißeln bei den Spirochäten nicht allgemein auftreten, braucht nicht wunder zu nehmen, wenn man die große Flexibilität und die Gestalt des Spirochätenkörpers in Betracht zieht. Sehr häufig beobachtet man, daß der Körper in seiner Längenausdehnung keinen gleichmäßigen Verlauf nimmt, sondern daß auf einige regelmäßige Schraubenwindungen ein etwas gerade gestreckter Teil folgt, an den sich wieder regelmäßige Windungen anschließen. Bei fortgesetzter Geradeausbewegung in ein und derselben Richtung nimmt dann der Körper wieder in seiner ganzen Ausdehnung regelmäßig gewundene Form an. Der Spirochätenkörper ist eben außerordentlich biegsam und kontraktil. Er ist ferner in der Gestalt einer Schraubenlinie gewunden, er stellt also als Ganzes ein selbstbewegliches System vor, das sich, ähnlich wie dies die Bakteriengeißel allein tun würde, infolge seiner eigenen Kontraktion vorwärts bewegt. Es mag dahingestellt bleiben, ob dabei die ganze Membran kontraktil ist oder ob ein undulierender Faden vorhanden ist. Es ist klar, daß dann noch abgesonderte Bewegungsorgane wie Geißeln überflüssig sind, sie treten also hier nur rudimentär auf, ohne eine besondere Funktion zu haben, sie sind daher auch nicht allgemein nachzuweisen.

Zusammenfassung.

Die vorliegende Arbeit „Ueber die Sichtbarmachung der Geißeln und die Geißelbewegung“ führte zu folgenden Ergebnissen:

1) Es gelingt mit Hilfe des Spiegelkondensors die Geißeln vieler Bakterienarten im ungefärbten Zustande zur Darstellung zu bringen. Es sind jedoch dabei wesentliche Unterschiede in der Feinheit der Geißeln bei verschiedenen Bakterienarten festzustellen.

Die gröbsten Geißeln besitzen die Vibrionen. Ihre Geißeln sind bei Dunkelfeldbeleuchtung in allen Medien, selbst im destillierten Wasser, zu sehen.

Die Geißeln von Spirillum volutans sind im destillierten Wasser gar nicht und nur unvollkommen in Nichtelektrolytlösungen,

sehr gut dagegen in den meisten Elektrolytlösungen von geringer Konzentration wahrzunehmen. Aehnlich verhält sich in dieser Beziehung Pseudomonas syncyanea. Die Geißeln der Bacillen und Sarcinen sind dagegen nur in Medien wahrzunehmen, die neben Elektrolyten auch kolloidale Substanzen von gewisser Viskosität enthalten.

Bei den Spirochäten treten neben echten Geißeln noch fädige Endfortsätze in Erscheinung.

Am besten sind die Geißeln aller Bakterienarten im Agarkondenswasser und in flüssiger Nährgelatine (von 1-proz. Gelatinegehalt) wahrzunehmen.

2) Ueber die Umstände, die das Sichtbarwerden der Geißeln bei Dunkelfeldbeleuchtung bedingen, wurden eingehende Versuche mit Spirillum volutans unternommen.

a) Es stellte sich heraus, daß bei der Sichtbarmachung der Geißeln weder die optischen noch die osmotischen Verhältnisse der Aufschwemmungsmedien eine Rolle spielen, von Bedeutung sind dabei vielmehr die chemischen Eigenschaften der im Aufschwemmungsmedium gelösten Substanzen. Die beste Darstellungswirkung besitzen gewisse Elektrolyte, und zwar die Säuren und die Salze. Die Nichtelektrolyte üben nur geringe Wirkung aus, gar keine dagegen starke Basen.

Bezüglich der Stärke der Einwirkung dieser Substanzen ergeben sich ähnliche Gesetzmäßigkeiten, so wie sie bei der Ausfällung von Suspensionen und Hydrosolen durch Elektrolyte gefunden wurden. Es geht daraus hervor, daß es sich bei der Geißeldarstellung um ähnliche Vorgänge handeln muß. Die Ausfällung geht immer einher mit einer Adsorption, und diese letztere hat zweifelsohne den Hauptanteil an der Sichtbarmachung der Geißeln.

b) Eine wesentliche Rolle bei der Sichtbarmachung der Geißeln spielt bei allen Bakterien, die eine Mehrzahl von Geißeln am einzelnen Individuum ausbilden, das Zusammenhaften der Einzelgeißeln zu dickeren Strängen, den sogenannten Zöpfen. Dies tritt jederzeit bei der Bewegung ein. Werden die Bakterien plötzlich abgetötet, so gelangen die Zöpfe nur in elektrolytfreien Medien zur Entfaltung. Die Elektrolyte verhindern dagegen die Entfaltung der Geißeln. Bei den Bacillen und Sarcinen ist die Zopfbildung unbedingte Voraussetzung zur Sichtbarmachung der Geißeln. Deshalb werden die letzteren nur in Medien von zähflüssiger Konsistenz sichtbar, in denen eine starke Zopfbildung eintritt.

3) Es wurden Versuche gemacht zur nativen Färbung der Geißeln. Dieselben verliefen resultatlos. Dagegen gelingt es sehr gut, die Geißeln an Bakterien, die in Flüssigkeiten aufgeschwemmt sind, zu beizen oder zu färben. Dabei werden die Bakterien abgetötet. Am besten hat sich hierfür eine 5-proz. Hämateïnlösung und 7,5-proz. Brasileïnlösung bewährt.

4) Es wurden die Bewegungserscheinungen bei den Bakterien eingehend untersucht. Es ließen sich gewisse, bei allen Bakterienarten wiederkehrende Merkmale erkennen:

a) Die Geißeln sind stets in Form von rechtsgängigen Schraubenlinien gewunden und sie rotieren stets rechts herum (von rückwärts gesehen), d. h. die schraubenförmig gewundenen Kontraktionslinien umlaufen die Geißeln rechts herum.

b) Der Körper rotiert jederzeit links herum.

c) Die Geißeln sind bei der Bewegung zumeist nach rückwärts gerichtet. Bei Spirillen trifft dies jederzeit zu, gleichgültig, ob die Geißel am vorderen oder am rückwärtigen Körperpole entspringt.

Bei den Vibrionen erscheint die Geißel bald nach vorne, bald nach rückwärts gestellt, je nach der Orientierung des Geißelpoles. Pseudomonas syncyanea nimmt in dieser Beziehung eine Mittelstellung ein, da beide Vorgänge zu beobachten sind. Bei Bacillen und Sarcinen sind die Geißeln bei der Bewegung jederzeit nach rückwärts gerichtet. Dieses Verhalten hängt zweifellos mit der Steifheit der Geißeln zusammen.

d) Die Bakterien schwimmen im allgemeinen nicht ruhig dahin unter bloßer Drehung um die Längsachse, sondern sie weichen zumeist in periodischer Aufeinanderfolge seitlich von der Bahn der Vorwärtsbewegung etwas ab. Es entsteht die sogenannte Trichterbewegung. Die Ursache derselben wurde eingehend untersucht. Sie ist in der Gestalt und Anordnung der Geißeln zu suchen. Das seitliche Schwanken des Körpers ist um so stärker, je langsamer die Vorwärtsbewegung von statten geht. Es wird insbesondere vor dem vollständigen Erlöschen der Bewegung in älteren Präparaten äußerst stark, so daß die Bakterien sich fortwährend um eine Querachse um 180° herumdrehen.

e) Die Gestalt der Geißeln ist nicht konstant, im Ruhezustand und bei langsamer Bewegung ist die Geißel weiter ausgebaucht, bei rascher Bewegung dagegen ist sie flach gewunden.

f) Das Umkehren der Bewegung vollzieht sich bei den polarbegeißelten Bakterien sehr rasch, indem sich einfach die Geißelrotation umkehrt oder bei bipolar begeißelten Bakterien, die Geißeln sich gegenseitig ablösen. Bei peritrich begeißelten Bakterien dagegen geht das Umkehren sehr langsam von statten. Die Bewegung muß erst einen Augenblick aussetzen und die Geißeln müssen die entgegengesetzte Orientierung zum Körper einnehmen.

5) Es wurden ferner Untersuchungen angestellt über die Abhängigkeit der Ausmaße und der Gestalt von Körper und Geißel von dem Alter der Kulturen und der Konzentration des Mediums. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind auf p. 63—65 zusammengestellt.

Der experimentelle Teil der vorliegenden Arbeit wurde in der Zeit von Mai 1907 bis August 1908 am Hygienischen Institute der Universität ausgeführt.

Es sei mir hier gestattet, Herrn Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Rubner für die Gewärung der Möglichkeit zur Ausführung der Arbeit, sowie für das rege Interesse, das er der letzteren entgegenbrachte, meinen ergebensten Dank zum Ausdruck zu bringen.

Desgleichen sage ich Herrn Prof. Dr. Ficker für seine jederzeitigen freundlichen Unterstützungen und seine Anteilnahme, sowie für den regen Ansporn, den er der Arbeit gab, meinen wärmsten Dank.

Literaturverzeichnis.

1) Ehrenberg, Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. 1838.
2) Cohn, F., Untersuchungen über Bakterien. (Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen. Bd. 1. 1872. Heft 2.)
3) — —, Untersuchungen über Bakterien. II. (Ibid. Bd. 1. 1875. Heft 3.)
4) Dallinger, W. H. and Drysdale, J. J., On the existence of flagella in Bacterium termo. (The Monthly microscop. Journ. 1875. Sept. 1.)
5) Warming, Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier. Kjöbenhavn 1876.

6) Koch, R., Untersuchungen über Bakterien. VI. Verfahren zur Untersuchung, zum Konservieren und Photographieren der Bakterien. (Cohns Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen. Bd. 2. 1877. Heft 3. p. 399—434.)
7) Günther, C., Einführung in das Studium der Bakteriologie. 6. Aufl. 1906. p. 132—133.
8) Migula, W., System der Bakterien. Bd. 1. 1897. p. 97—136.
9a) Reichert, C., Ueber einen neuen Spiegelkondensor zur Sichtbarmachung ultramikroskopischer Teilchen. (Münch. med. Wochenschr. 1906. No. 51.)
9b) — —, Ein neuer Spiegelkondensor. (Wien. klin. Wochenschr. 1907. No. 43.)
10) Fischer, A., Ueber die Geißeln einiger Flagellaten. (Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botan. Bd. 26. 1894. p. 187.)
11) — —, Untersuchungen über Bakterien. (Ibid. Bd. 27. 1895. p. 1.)
12) — —, Die Plasmolyse der Bakterien. (Ber. üb. d. Verhandl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. zu Leipzig, math.-physik. Klasse. Bd. 43. 1891. p. 52—74.)
13) — —, Vorlesungen über Bakterien. Jena 1903. p. 28.
14) — —, Ueber die Plasmoptyse der Bakterien. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 24. 1906. p. 55—63.)
15) Loeffler, F., Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen, insbesondere ihrer Wimperhaare und Geißeln. (Centralbl. f. Bakteriol. Bd. 6. 1889. p. 209.)
16) — —, Weitere Untersuchungen über die Beizung und Färbung von Geißeln bei den Bakterien. (Ibid. Bd. 7. 1890. No. 20. p. 625.)
17) Sacharoff, M. N., Cils composés chez une bactérie trouvée dans les selles d'un cholérique. (Annal. de l'Instit. Pasteur. 1893. p. 550.)
18) Bütschli, O., Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. (Arch. f. Protistenk. Bd. 1. 1902. p. 76.)
19) Müller, A., Allgemeine Chemie der Kolloide. (G. Bredigs Handb. d. angewandt. physikal. Chemie. Bd. 8. Leipzig 1907. p. 48.)
20) Schulze, H., Schwefelarsen in wässeriger Lösung. (Journ. f. prakt. Chemie. Bd. 25. 1882. p. 431.)
21) Hardy, W. B., Eine vorläufige Untersuchung der Bedingungen, welche die Stabilität von nicht umkehrbaren Hydrosolen bestimmen. (Zeitschr. f. physikal. Chemie. Bd. 33. 1900. p. 385.)
22) Bechhold, H., Die Ausflockung von Suspensionen bezw. Kolloiden und die Bakterienagglutination. (Zeitschr. f. physikal. Chemie. Bd. 48. 1904. p. 385.)
23) Abegg, R. und Bodländer, G., Die Elektroaffinität, ein neues Prinzip der chemischen Systematik. (Zeitschr. f. anorgan. Chemie. Bd. 20. 1899. p. 453.)
24) Pappenheim, A., Grundriß der Farbchemie. Berlin 1901. p. 178.
25) Linder, S. E. and Picton, H., Solution and pseudo-solution. Part II. (Journ. of Chem. Society. Vol. 67. 1895. p. 63.)
26) Whitney and Ober, Journ. of the Amer. chem. Society. Vol. 23. 1902. p. 842—867.
27) Freundlich, H. und Lose v., G., Ueber die Adsorption der Farbstoffe durch Kohle und Fasern. (Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 59. 1907. p. 284.)
28) Freundlich, H., Ueber Kolloidfällung und Adsorption. (Zeitschr. f. Chem. u. Industr. d. Kolloide. Bd. 1. 1907. p. 321—341.)
29) — —, Ueber die Adsorption in Lösungen. (Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 57. 1906. p. 385.)
30) Künstler, J., Contribution à l'étude des Flagellés. (Bull. de la Soc. zool. de France. T. 7. 1882. p. 21.)
31) van Ermengem, E., Nouvelle méthode de coloration des cils des bactéries. (Trav. d. Laborat. d'Hygiène et de Bactér. de l'Université de Gand. I. 1893. p. 3.)
32) Peppler, A., Ein einfaches Verfahren zur Darstellung der Geißeln. (Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I. Orig. Bd. 29. p. 345.)
33) De Rossi, G., Ueber die Geißelfärbung. (Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I. Orig. Bd. 33. 1903. p. 572.)
34) Smith, L., Publications Cornell University Medic. College. 1901.
35) Gemelli, E., Eine neue Färbemethode der Bakteriengeißeln. (Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I. Orig. Bd. 33. 1903. p. 316.)
36) Zettnow, A., Ueber Geißelfärbung bei Bakterien. (Zeitschr. f. Hyg. Bd. 30. 1899. p. 98.)
37) — —, Ueber den Bau der Bakterien. (Centralbl. f. Bakteriol. Bd. 10. 1891. p. 689.)
38) Löwenthal, R., Knecht, E. und Rawson, Ch., Handbuch der Färberei der Spinnfasern. Berlin 1900. p. 5.
39) Lee, A. B. und Mayer, P., Grundzüge der mikroskopischen Technik. Berlin 1907. p. 140—142.
40) Perkin, W. H. jun. und Robinson, R., Brasilin und Hämatoxylin. VIII. (Journ. of the Chem. Soc. Vol. 93—94. p. 489.)
41) Uschinsky, N., Ueber eine eiweißfreie Nährlösung für pathogene Bakterien. (Centralbl. f. Bakteriol. Bd. 14. 1894. p. 316.)

42) Fraenkel, C., Beiträge zur Kenntnis des Bakterienwachstums auf eiweißfreien Nährlösungen. (Hygien. Rundschau. Bd. 4. 1894. p. 769.)
43) Maassen, A., Arbeit. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt. IX. 1894. p. 401.
44) Reichert, K., Beobachtung der Geißeln von Bakterien mit Hilfe des Spiegelkondensors. (Hygien. Rundschau. Bd. 17. 1907. p. 1121.)
45) van Tieghem, M. Ph., Sur les prétendus cils des bactéries. (Bull. de la Soc. botan. de France. Vol. 26. 1879. p. 37.)
46) de Bary, Vorlesungen über Bakterien und Pilze. 1884. p. 493.
47) Hueppe, Formen der Bakterien. Wiesbaden 1886.
48) Kurth, Bacterium Zopfii. (Botan. Zeitung. 1883.)
49) Nägeli, C., Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft 2. Leipzig 1860. p. 88.
50) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Bd. 2. Leipzig 1904. p. 696.
51) Hofmeister, W., Handbuch der physiolog. Botanik. Bd. 1. 1867. p. 28.
52) Migula, W., Beitrag zur Kenntnis des Gonium pectorale. (Botan. Centralbl. Bd. 44. 1890. p. 76.)
53) Klebs, G., Ueber die Organisation einiger Flagellaten usw. (Unters. a. d. botan. Instit. Tübingen. Bd. 1. 1883. p. 233.)
54) Bütschli, O., Protozoen. (Bronns Klassen u. Ordnung. d. Tierreichs. Bd. 1, 2. 1883—1887. p. 851.)
55) Plenge, H., Bewegung der Myxomyceten mittels Cilien. (Verh. d. naturw.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 6. 1899. p. 216.)
56) Jennings, H. S., On the significance of the spiral swimming of organisms. (The Amer. Naturalist. Vol. 35. 1901. p. 369.)
57) Délage, Y. et Hérouard, E., Traité de zoologie concrète. T. 1. La cellule et les Protozoaires. Paris 1896. p. 305—312.
58) Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893. p. 64.
59) Hensen, Handbuch der Physiologie. Bd. 6. 1881.
60a) Engelmann, Th. W., Bewegung der Oscillarien und Diatomeen. (Pflügers Archiv. Bd. 19.)
60b) — —, Ueber die Flimmerbewegung. (Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. 4. 1868. p. 471.)

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3599

Lebenslauf.

Ich, Karl Bertold Reichert, wurde geboren am 20. August 1883 zu Wien als Sohn des Optikers Karl Reichert und seiner Ehefrau Minna geb. Löhr. Ich bin evangelischer Konfession.

Ich absolvierte die Ober-Realschule im III. Wiener Gemeindebezirke und unterzog mich dortselbst der Reifeprüfung im Juli 1900.

Hierauf war ich 4 Jahre lang in der Fabrik meines Vaters praktisch tätig. 1904—5 diente ich mein Militärjahr ab.

Von Michaelis 1905 bis Ostern 1907 war ich an der Technischen Hochschule in Charlottenburg an der Abteilung für allgemeine Naturwissenschaften immatrikuliert, besuchte aber hauptsächlich Vorlesungen an der Universität Berlin, und zwar über Naturwissenschaften (Botanik, Zoologie, Mineralogie, Geologie, Physik, Chemie), Mathematik und Philosophie, nebenbei besuchte ich auch Vorlesungen medizinischen und nationalökonomischen Inhaltes.

Von Ostern 1907 bis Ostern 1909 war ich an der philosophischen Fakultät der Berliner Universität immatrikuliert und widmete mich dort dem Studium derselben Fächer. Am 3. März 1909 legte ich mein Doktorexamen ab.

Meine Lehrer waren

an der Technischen Hochschule Charlottenburg

die Herren

Bauer, Gleichen, Krigar-Menzel, Lampe, Martens, Miethe, Rothe, Slaby,

an der Universität Berlin

die Herren

Baur, Belowsky, Blasius, Branca, Claisen, Dessoir, Drude, Ficker, E. Fischer, Förster, Fritsch, Gehrcke, Hartmann, Klein, Knoblauch, Kopsch, Ladenburg, F. F. Martens, Neesen, Planck, Rawitz, Riehl, Rubens, Rubner, F. E. Schulze, Schwarz, Schwendener, Thierfelder, Valentiner, Volkens, Warburg, Wehnelt, Wilbrandt, Wolff.

Diesen meinen hochverehrten Lehrern sage ich meinen aufrichtigsten Dank für die Unterstützung, die sie mir zuteil werden ließen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3599